Aus der Zoologischen Anstalt der Universität Basel
Vorsteher: Prof. Dr. F. Zschokke.

Cytologische Untersuchungen

an den Keimdrüsen mitteleuropäischer Kröten

(Bufo viridis Laur., B. calamita Laur., B. vulgaris Laur.).

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Universität Basel

vorgelegt von

Rudolf Stohler
aus Basel.

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin
1928.

Genehmigt von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Abteilung der Philosophischen Fakultät auf Antrag der Herren Professor Dr. F. Zschokke und Privatdozent Dr. A. Portmann.

Basel, den 16. Februar 1928. A. L. Bernoulli, Dekan.

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Sonderabdruck aus
„Zeitschrift für Zellforschung und mikroskopische Anatomie“, Bd. 7, Heft 3.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546714_0067

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 400
1. Kapitel: Die cytologischen Verhältnisse bei *Bufo viridis* Laur. 403
a) Spermatogenese 403
b) Ovogenese im potentiellen Ovar des Männchens 421
c) Ovogenese im funktionellen Ovar des Weibchens 426
d) Ovogenese im potentiellen Ovar des Weibchens 431
2. Kapitel: Die cytologischen Verhältnisse bei *Bufo calamita* Laur. 432
a) Spermatogenese 432
b) Ovogenese im potentiellen Ovar des Männchens 435
c) Ovogenese im funktionellen Ovar des Weibchens 436
d) Ovogenese im potentiellen Ovar des Weibchens 436
3. Kapitel: Die cytologischen Verhältnisse bei *Bufo vulgaris* Laur. . . . 437
a) Spermatogenese 437
b) Ovogenese im potentiellen Ovar des Männchens 441
c) Ovogenese im funktionellen Ovar des Weibchens 442
d) Ovogenese im potentiellen Ovar des Weibchens 442
4. Kapitel: Vergleich der chromosomalen Verhältnisse der mitteleuropäischen Kröten 442
5. Kapitel: Das Problem der Geschlechtsbestimmung 445
6. Kapitel: Das potentielle Ovar der Kröten 452
Zusammenfassung der Resultate 467
Literaturverzeichnis 469
Tafelerklärungen 472

Einleitung.

Seit den Untersuchungen Witschis an Fröschen begegnen die Probleme der Geschlechtsbestimmung bei Amphibien allgemeinerem Interesse. Die gleichzeitig von verschiedenen Forschern (Harms, Guyénot und seinen Schülern) an Kröten unternommenen Experimente haben dieses Interesse noch vertieft und vermehrt. Die intensive experimen-

telle Arbeit auf diesem Spezialgebiet ließ es als besonders erwünscht erscheinen, die Versuchsobjekte auch cytologisch genau zu erforschen, um so zu ermitteln, ob und in welcher Weise sich die experimentellen Befunde mit der modernen Chromosomentheorie in Einklang bringen lassen. Darum unternahm ich es, auf Anregung von Herrn Dr. E. Witschi, die mitteleuropäischen Amphibien auf ihre Chromosomenverhältnisse zu untersuchen und wählte dazu die in der Schweiz vorkommenden Arten dieser Tierklasse (*Urodelae* und *Anurae*; vgl. Zschokke 1905). Vor allem sollte versucht werden, festzustellen, ob die von Witschi (1924) vermutete quantitative Variation des Geschlechtschromosoms bei verschiedenen Arten sichtbar wird.

Im Laufe dieser Untersuchungen traten aber für den Verfasser mehr und mehr die Probleme in den Vordergrund, die uns die Kröten stellen, hatten doch die Experimente von Harms, Guyénot, Ponse und Welti bei diesen Tieren Geschlechtsverhältnisse aufgedeckt, die durch das „Bidder'sche Organ" ein besonderes Interesse erhalten. Das „Bidder'sche Organ" besitzt bei normalen Tieren keine nachweisbare Funktion. Anders lautende Ansichten erwiesen sich als irrtümlich. Wird jedoch die funktionelle Gonade (Hoden oder Ovar) entfernt, so entwickelt sich das „Bidder'sche Organ" zu einem neuen Ovar, das (in *beiden* Geschlechtern!) befruchtungs- und entwicklungsfähige Eier liefern kann. Das Studium der Literatur und die eigenen Untersuchungen haben den Verfasser zur Überzeugung gebracht, daß die *richtige* Bezeichnung für das „Bidder'sche Organ" eigentlich sei: *potentielles Ovar*. Im folgenden wurde dieser neue Name eingeführt und konsequent angewandt (vgl. hierzu besonders das Kapitel über das potentielle Ovar der Bufonen in vorliegender Schrift).

Neben den angedeuteten Problemen, die mein Interesse auf die verhältnismäßig gut umschriebene Gruppe der Bufonen lenkten, verfolgten die Untersuchungen den Zweck, die Theorie von der Konstanz der Chromosomenindividuen nachzuprüfen. So sehr man heute fast allgemein von der Richtigkeit dieser Theorie überzeugt ist, so wünschbar ist doch jeder neue Beweis, da immer wieder von seiten verschiedener Cytologen Zweifel in sie gesetzt werden.

Bei meinen Untersuchungen erfreute ich mich der tatkräftigen Unterstützung von Herrn Prof. Dr. E. Witschi. Nach seiner Übersiedlung nach Iowa (U.S.A.) hat mich Herr Priv.-Doz. Dr. A. Portmann durch zahlreiche und wertvolle Anregungen unterstützt, und besonders habe ich für das freundliche Wohlwollen und lebhafte Interesse meines verehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. F. Zschokke, zu danken.

Weiter ist es mir eine angenehme Pflicht, hier meinen Dank zu wiederholen für alle die Unterstützungen, deren ich mich im Laufe meiner Untersuchungen zu erfreuen hatte. Vor allem ist es den Bemühungen

von Herrn Prof. Dr. R. Stähelin zuzuschreiben, daß die Kosten der Materialanschaffungen von der „Roche-Studien-Stiftung" übernommen wurden. Mit weiterem Tiermaterial haben mich noch unterstützt die Herren Prof. Dr. E. Witschi, Dr. R. Mertens, Frankfurt a. M., Dr. E. Ahl, Berlin, Dr. J. Roux, Basel und R. Geigy, Genf. Auch bei der Beschaffung der oft schwer zugänglichen Literatur wurde mir freundliche Hilfe von allen Seiten zuteil. Allen diesen Helfern, die zum Gelingen meiner Arbeit beitrugen, sei hier mein herzlichster Dank ausgesprochen.

Nun noch ein paar Worte zum Material und zur Technik. Funktionelle und potentielle Gonaden habe ich erwachsenen und jungen Tieren entnommen. Diese letzteren wurden in der Zeit der Metamorphose, kurz vor oder kurz nach deren Vollendung, fixiert. Die adulten Tiere bezog ich teils aus Berlin, teils aus Holzminden (a. d. Weser) von Tierhändlern (*Bufo viridis* Laur. und *Bufo calamita* Laur.), teils fing ich sie selber in nächster Nähe Basels (*Bufo vulgaris* Laur., Kunstweiher beim „Landhof", Gemeinde Reinach, Baselland). Die jungen Tiere erhielt ich geschenkt von den Herren Prof. Dr. E. Witschi (*B. viridis*, fixiert) und R. Geigy (*B. calamita*, lebend). *Bufo vulgaris* zog ich selber aus Laich groß.

Es wurde nach einigen Vorversuchen ausnahmslos in Zenkerscher Flüssigkeit fixiert. Vor der Tötung wurde jedes einzelne Tier gewissenhaft bestimmt (Zschokke 1895). Um ein möglichst lückenloses Bild von der Entstehung der Keimzellen zu erhalten, fixierte ich jede Woche ein erwachsenes Exemplar von *Bufo viridis* und *B. calamita* in der Zeit vom 3. Mai 1926 bis zum 22. bzw. 29. September 1926. In der Zeit, welche sich in meinen Voruntersuchungen von 1925 als die günstigste für das Vorkommen von Reifeteilungen erwiesen hatte, also von Anfang Juli bis Mitte August, wurden von den genannten beiden Arten je zwei Tiere getötet. Von *B. vulgaris* stand mir ein ungleich reicheres Material zur Verfügung. Vom 24. März bis zum 29. September wurden regelmäßig alle Wochen drei Männchen fixiert. Beim Auswaschen des Fixiermittels ging ich nach der 1927 (a) von mir angegebenen Methode vor. Entwässert und eingebettet wurde auf allgemein übliche Weise. Die Schnittdicke von 10 μ hat sich als die günstigste erwiesen. Eisenhämatoxylin sel. Weigert war die geeignetste Farbe und es wurden nach zahlreichen verschiedenen Färbeversuchen sämtliche Schnitte, mit Ausnahme einiger weniger, nach dieser Methode behandelt. Die wenigen anders gefärbten Präparate, welche das Centriol zur Zeit der Chromosomenconjugation erkennen lassen sollten, wurden mit dem Ehrlichschen Hämatoxylingemisch gefärbt unter Gegenfärbung mit alkoholischem oder wässerigem Kongorot.

Um den Fortgang der Schilderung des cytologischen Geschehens nicht fortwährend in unliebsamer Weise zu unterbrechen, wurden

kleinere Literaturdiskussionen in anderer Schriftart (Petit) gedruckt, größere dagegen ans Ende des betreffenden Kapitels verlegt mit Hinweisen im Text.

1. Kapitel. Die cytologischen Verhältnisse bei Bufo viridis Laur.

a) Spermatogenese.

Bei *Rana temporaria* L. hat Witschi (1924) Unterschiede im Eintritt der Laichzeit bei verschiedenen Lokalrassen festgestellt. Verschiedenheiten zeigen sich auch während der ganzen nachfolgenden Spermatogenese. Es darf wohl angenommen werden, daß auch bei den Bufonen Lokalrassen mit Verschiedenheiten im zeitlichen Ablauf der Keimzellgenese bestehen. Aus verschiedenen Gründen konnte ich hierüber keine genauen Beobachtungen anstellen, doch glaube ich für die aus der Umgebung von Berlin stammenden Wechselkröten (wie im übrigen auch für die Kreuzkröten) annehmen zu dürfen, daß die Brunst auf Ende April fällt. Bei der gewöhnlichen Erdkröte tritt dieselbe in der Nähe Basels schon Ende März ein und dauert bis Mitte April.

Bei den im Mai fixierten Tieren waren die Hodenkanälchen von reifen Spermien prall erfüllt und erweckten den Eindruck übermäßiger Dehnung. Die Spermien stehen wohlgeordnet in Bündeln nebeneinander, wobei ihre Schwänze im Lumen des Kanälchens ein unentwirrbares Durcheinander bilden. Einzig bei den zu erfolgreicher Kopulation gelangten Männchen bietet sich ein etwas anderes Bild dar. Hier liegen die nicht abgegebenen Spermien in wirrem Durcheinander. Im Laufe des Sommers werden sie resorbiert; auch bei den Tieren, die zu keiner Spermaabgabe kamen, nimmt die Zahl der Spermien ständig ab. Dabei scheinen die peripher gelegenen Samenfäden zuerst zu degenerieren. Ein kleiner Knäuel absterbender Spermatozoen ist aber weit im Jahre, wenn die neue Spermiogenese schon dem Abschluß entgegengeht, noch anzutreffen.

Sobald die Laichzeit vorüber ist, beginnt die Regeneration der Hoden. Die Spermatogonien teilen sich, wachsen wieder an und teilen sich von neuem. Es fällt schwer, genau festzustellen, wie manche Teilung vorübergeht, ehe die Cystenbildung beginnt. Doch läßt diese nicht lange auf sich warten. Die Spermatogonien teilen sich in üblicher Weise weiter, jedoch wird nicht mehr jede von einem eigenen Follikelzellennetz umgeben. Im Laufe der weiteren Vermehrungsteilungen bleibt anscheinend die Zahl der Follikelzellen gleich; dem wachsenden Volumen der Cyste entsprechend jedoch dehnt sich deren Hülle, die Follikelzellen werden länger und schmäler. Oft sind sie nur noch am Vorhandensein der Kerne erkennbar. Von Mitte Juni an treten in den Cysten die Proreduktionsstadien auf und sind von nun an neben weiterer Cystenbildung bis Mitte, ja bis Ende August anzutreffen. Bei *Rana temporaria* L. hat

Witschi (1924) für die späten Lokalrassen das Vorhandensein zweier übereinander gelagerter Cyclen festgestellt. Es wäre denkbar, daß die Berliner Kröten ebenfalls einer „späten" Rasse angehören und darum, wie die späten Frösche, zwei sich überschneidende Cyclen besäßen; doch scheint mir diese Annahme durch identische Befunde an *Bufo vulgaris* Laur. aus der Umgebung von Basel unhaltbar gemacht zu werden; saubere zeitliche Trennung im Ablauf der einzelnen Entwicklungsphasen, wie sie bei den frühen Lokalrassen des Grasfrosches typisch ist, fehlt bei den Bufonen vollkommen. Die eben geschilderten Verhältnisse scheinen auch den amerikanischen Kröten zuzukommen, schreibt doch King (1907, S. 346): „. . . a single follicle may contain both spermatogonia and maturing spermatids".

Die Reifeteilungen vollziehen sich in der Zeit von Anfang Juni bis Anfang September. Die Spermiogenese dauert von Mitte Juli bis Ende September. Da bei dem am 22. September 1926 fixierten Männchen nur wenige Spermien, dafür aber sehr viele Präspermatiden angetroffen wurden, erscheint es wahrscheinlich, daß sich die Spermiogenese sogar bis in den Oktober, vielleicht bei einzelnen Tieren selbst bis in den Winterschlaf hinein ausdehnt.

Spermatogonien.

Die Ruhekerne in den Spermatogonien von *Bufo viridis* Laur. fallen durch ihre polymorphe Gestalt sofort auf. Scharfe Einkerbungen reichen weit in den Kern hinein (Taf. IX, Abb. 1 und 2). Die Kernform ist äußerst variabel; ob viel oder wenig Platz im Kern vorhanden ist, hat auf sie keinen Einfluß. Wir finden beispielsweise in einer sehr großen Zelle einen halbmondförmig gebogenen Kern, während der Kern einer kleineren Zelle mehr oder weniger kreisrund ist (vgl. Taf. IX, Abb. 1 und 2). Eine andere Eigentümlichkeit der Kerne ist ihr großer Reichtum an Nucleolen. Jeder der beschriebenen Lappen enthält mindestens einen relativ großen und daneben oft noch einige kleine Nucleolen. Ihre Gesamtzahl ist sehr veränderlich und scheint mir mit der Chromosomenzahl in keinem Zusammenhang zu stehen. Das oxyphile Chromatin bildet ein feines Netzwerk, welches sich besonders der Kernmembran entlang ausdehnt, aber auch in jedem Kernlappen mehrere deutliche Stränge gegen die Nucleolen aussendet und diese umspinnt. Zwischen den stärkeren Strängen verästelt sich das Chromatin weiter in feine und feinste Maschen. Im Eisenhämatoxylin nehmen die Nucleolen begierig Farbe an, während das Chromatin bedeutend schwächer tingiert wird. Das gerade Gegenteil ist der Fall bei Färbung mit dem Ehrlichschen Hämatoxylingemisch und Gegenfärbung mit Eosin. Mit keiner von mir angewandten Färbemethode konnte das Idiosom (Centrosom) nachgewiesen werden. Das Zellplasma erscheint als eine gröber oder feiner

wabige Masse. Nach jeder Teilung bilden sich die Spermatogonien immer wieder neue Hüllen aus Follikelzellen. Die zuerst großen Follikelzellen werden bei der später einsetzenden Cystenbildung um so gestreckter und dünner, je mehr Zellen sie umschließen, und ihre Existenz ist oft nur noch am Vorhandensein der Kerne erkennbar. Ebenso schwierig wie die Feststellung der vor Beginn der Cystenbildung sich vollziehenden Spermatogonienteilungen ist die Zählung der Spermatocyten in der ausgewachsenen Cyste. Bei der Vermehrungsteilung der Spermatogonien fällt es verhältnismäßig leicht, die Chromosomenzahl festzustellen. An einem im Juli 1925 fixierten Holzmindener Tier gelang es mir erstmals, sichere Auszählungen vorzunehmen. Damals hielt ich die Mitose der freien Spermatogonie für verspätet, muß aber nach den seither gesammelten Erfahrungen diese Auffassung dahin korrigieren, daß diese Zeit für die Bufonen durchaus normal ist. 1926 teilte ich mit, daß die diploide Chromosomenzahl beim Krötenmännchen 22 sei (1).

Die Chromosomen lassen sich, wie ich damals schon ausführte und seither wiederholt bestätigen konnte (1927b und c), zwanglos einteilen in 12 Schleifen und 10 Stäbchen. Die Stäbchen sind in ihrer Form sehr variabel; entsprechende Chromosomen erscheinen bald als gerade, als schwach gebogene oder stark gekrümmte Körperchen. In der Abb. 1 habe ich die kleinen Chromosomen durch dunkle Färbung gegenüber den großen, nur konturierten, kenntlich gemacht. Die paarweise Seriierung der 22 Chromosomen bereitet keine besonderen Schwierigkeiten (2).

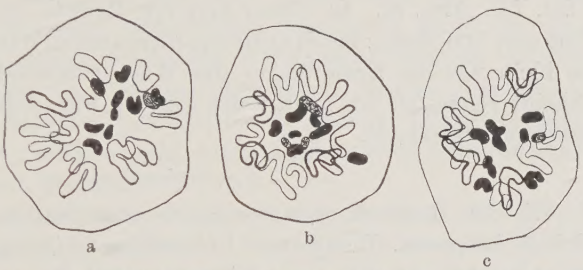


Abb. 1. Vermehrungsteilung. Äquatorialplatten aus dem Hoden von *Bufo viridis* LAUR. Vergr. 2000.

Bei den anaphasischen Vorgängen kann nichts Auffälliges bemerkt werden. Sehr schön sichtbar werden die Centriolen und das Netzwerk im Plasma der Zellpole (Taf. IX, Abb. 3). Aus dem mehr oder weniger zahlreichen Vorhandensein eines Stadiums dürfen Schlüsse über seine zeitliche Dauer gezogen werden. Danach muß der Übergang aus der Telophase in den Ruhekern plötzlich vor sich gehen, wenn sich nicht die gleichen Prozesse wie bei der Bildung der Chromosomen aus dem Ruhekern, jedoch in umgekehrter Reihenfolge, abspielen. Dies erscheint mir sehr wohl möglich und nur darum nicht nachweisbar, weil in ein und demselben Schnitt sowohl die einleitenden wie auch die abschließen-

den Stadien vorkommen. Die neuen Ruhekerne sehen dem alten gleich; auch sie weisen die starke Lappenbildung auf.

Die Anordnung der Chromosomen in den Äquatorialplatten ist anscheinend bei allen Organismen gleich, sofern sie in ihrer Garnitur in bezug auf die Form verschieden gestaltete Chromosomen haben; peripher sind die Schleifen mit nach außen sich öffnenden Winkeln gelagert und im Zentrum finden sich die kleinen, punkt- und stabförmigen Chromosomen (3).

Während Witschi (1924) bei *Rana* die Metaphasen der freien Mitosen als das einzig geeignete Stadium zur Chromosomenzählung fand, gelang es mir, auch in Vermehrungsteilungen innerhalb mehrzelliger Cysten die genaue Chromosomenzahl zu bestimmen. Wohl sind die Platten bedeutend kleiner, die Chromosomen viel näher beisammen als in den primären Spermatogonien; doch gelingt es, wenn auch relativ weit weniger häufig, die gleichen Individuen in gleicher Zahl zu erkennen (Taf. IX, Abb. 8). In einem weiteren Punkte unterscheiden sich die Bufonen von *Rana*: die Spermatogonien werden durch die Mitosen nicht so klein wie bei *Rana*, bevor das Wachstumsstadium einsetzt, ja, es scheint sogar, als ob nach jeder Teilung ein, wenn auch kurzes, Anwachsen stattfände.

Spermatocyten.

Die den Reifeteilungen vorausgehenden Stadien nehmen eine lange Zeit in Anspruch. Ihre genaue Reihenfolge festzulegen, ist oft schwierig, da stets zahlreiche Stadien gleichzeitig vorkommen und außerdem sich andauernd degenerative Vorgänge abspielen. Diese erfassen nicht nur die bei der letzten Brunst zurückgebliebenen Spermien, sondern auch erst kürzlich gebildete Zellen. Beide Erscheinungen zusammen bringen eine große Komplikation in das ganze Bild und erschweren dessen Entwirrung und Deutung. Eine gewisse Hilfe bietet aber der Vergleich mit anderen Amphibien, namentlich mit *Rana temporaria* L. Für die Deutung der Vorgänge im Leben kann die Kenntnis der Reihenfolge von Bedeutung werden. Doch haben wir selbst in den allergünstigsten Fällen nie eine absolute Sicherheit, da wir immer nur fixierte Bilder vor Augen haben; wenn ich ein etwas modernes, doch im allgemeinen zutreffendes Bild brauchen darf, so möchte ich das Vorgehen bei der Deutung des Gesamtvorganges aus einzelnen Stadien mit dem Erraten eines Filmromans aus einzelnen Filmausschnitten vergleichen. Das Ideal muß bleiben, die Vorgänge an der lebenden Zelle zu beobachten.

Als eine anomale Bildung betrachtete ich zunächst das Stadium, wie es in Taf. IX, Abb. 11 dargestellt wurde. Seither habe ich identische Stadien in großer Zahl bei *B. calamita* und *B. vulgaris* angetroffen, so daß ich es nun als durchaus normal, wenn auch abweichend von allem

bisher von Wirbeltieren Bekannten, ansehen muß. Mit Taf. IX, Abb. 12 und 13 leitet Abb. 11 in bester Weise von der Telophase der letzten Vermehrungsteilung über zum Leptotänstadium. In dieser Platte können von den 22 Chromosomen 12 große und 10 kleine unterschieden werden. Die Form der einzelnen Chromosomen ist die gleiche wie bei den Reifeteilungen; Schleifenformen, wie sie für die Vermehrungsteilungen typisch sind, fehlen vollkommen. Bei *B. viridis* habe ich dies Stadium nur sehr selten beobachten können, so daß angenommen werden muß, daß es nur von sehr kurzem Bestand sei. Länger dauert es bei *B. calamita* und noch länger bei *B. vulgaris*. Wahrscheinlich ist es mit dem „prochromosome-stage" der Insekten (Wilson 1925) auf eine Stufe zu setzen. Nach diesem Autor sind die Prochromosomen von gleicher Form wie die gonialen Chromosomen, haben aber oft eine kürzere bis sphärische Gestalt. Ferner sagt er: „Many careful observers have found that their number is nearly, in some cases exactly, equal to the gonial or diploid number; and sometime they clearly show the same size-relations. Clearly, therefore, these bodies represent a diploid group of chromosomes corresponding with those of the gonial divisions. In many cases no trace of this stage has yet been found; typical examples are offered by the vertebrates (urodeles) and platodes (*Dendrocoelum*)." Das Prochromosomenstadium geht durch Auflockerung über ins Leptotänstadium. So weit Wilson.

Bei den Bufonen ist das in Frage stehende Stadium ohne Zweifel ebenfalls vor das Leptotän zu stellen. Von dem Aussehen bei den Insekten weicht es nur in der Form der Chromosomen ab, indem diese bei den Bufonen mit derjenigen während der Reifeteilungen übereinstimmt, während sie bei den Insekten der der gonialen Teilungen ähnelt.

Die Abb. 14, Taf. IX, stellt ein Leptotänstadium dar. Der lange, dünne Chromatinfaden weist zahlreiche Knoten auf und zieht sich in vielen Windungen kreuz und quer durch den Zellkern. Eine größere Anschwellung nahe der Kernmembran kann als Nucleolus gedeutet werden. Wie Witschi (1924) in diesem Stadium nie mit Sicherheit Chromosomenenden feststellen konnte, so gelang es auch mir nicht, die Frage zu entscheiden, ob die Chromosomen auf diesem Stadium miteinander verschmelzen oder ob sie getrennt in dem Knäuel liegen. In manchen Zellen erschien mir das Gewirr aus einem einzigen, zusammenhängenden Faden zu bestehen, während in anderen zahlreiche Unterbrüche zu konstatieren waren. Die bei *Rana* beobachteten Granula sind in meinen Bufopräparaten äußerst selten, so daß die Meinung Witschis, daß es sich lediglich um Niederschläge des Farblackes handle, sehr an Wahrscheinlichkeit gewinnt.

Das Bukettstadium (Taf. IX, Abb. 16) ordnet sich wieder dem Froschschema ein. Außerhalb des Kernes liegt das durch Kongorot kaum

färbbare Centrosom (= Cytocentrum). Ihm zugewandt ist der helle Pol des Kerns, in welchem deutlich eine ganze Anzahl von Fäden zu erkennen sind. Auf der entgegengesetzten Seite sammelt sich das Chromatin in einer dichten, schalenförmigen, durch Eisenhämatoxylin vollständig schwarz gefärbten Masse, welche keine Details (auch bei sorgfältigster und äußerst weit getriebener Differenzierung nicht) erkennen läßt.

Bei *Rana* wurden zehn mit ihren Enden verschmolzene Paare von Fäden beobachtet. Aus der betreffenden Figur geht hervor, daß immer zwei solcher Paare sehr nahe beisammen die Kernmembran erreichen (vgl. Witschi, l. c., Taf. XIX, Fig. 11). Bei der Kröte erhalten wir sehr ähnliche Bilder, doch muß hier ein wesentlicher Unterschied festgehalten werden. In keinem Falle konnte ich mehr als 6 Paare von Fäden, die mit ihren Enden zusammenstoßen, feststellen. Nun hat die Zahl *sechs* eine gewisse Beziehung zur haploiden Chromosomenzahl; denn in der Metaphase der Reifeteilung finden wir *sechs* große und fünf kleine Elemente. Bei genauer Betrachtung unserer Abb. 16, Taf. IX bzw. des derselben zugrundeliegenden Präparates ist nun folgendes zu beobachten: Die dicht verklumpte Chromatinmasse sendet insgesamt sicher mehr als zwölf Fäden aus. In der Abbildung sieht man rechts ein Paar Fäden, die sich zu einem einzigen vereinigen, noch ehe sie den halben Weg zwischen der Masse und der Kernmembran zurückgelegt haben. An der Kernmembran aber stößt zu diesem sehr wahrscheinlich als Doppelfaden aufzufassenden Gebilde ein weiterer (Doppel-)faden. Unsere Abb. 2 zeigt einen schematischen Interpretationsversuch. Danach besteht *jeder* die Kernmembran berührende Faden aus zwei Einzelfäden, die aber schon nahe der großen Masse innig miteinander verschmelzen. Die Kernmembran erreichen nur *6 Paar konjugierte Chromosomen*. Zur Vereinfachung wurden in unserem Schema nur zwölf Einzelfäden eingezeichnet, während in Wirklichkeit deren 24 vorhanden sein müssen. Da es mir nie gelang, ein Bukett zu erwischen, in welchem die Doppelfäden bis zur Kernmembran als solche zu erkennen waren und ihrer auch nie mehr als 6 Paare in einem Kern antraf, muß ich annehmen, daß die Konjugation außerordentlich rasch vor sich gehe. Zwischenräume zwischen den Einzelfäden sind nicht bemerkbar, so daß die Konjugation als sehr eng zu betrachten ist; es besteht sogar die Möglichkeit, daß die Partner miteinander verschmelzen. Dann ist der Zwischenraum, der im nächsten Stadium zu bemerken ist, eine Neubildung (vgl. Abb. 17, Taf. IX).

Abb. 2. Schema zur Erläuterung der Chromosomenkonjugation bei den Bufonen.

Die beschriebene Art des Buketts (Taf. IX, Abb. 16) betrachte ich als ein fertig konjugiertes Stadium, welches, nach der Häufigkeit seiner Anwesenheit in den Schnitten, als während langer Zeit bestehend bezeichnet werden muß. Das Pachytän ist viel weniger häufig und demnach, im Gegensatz zu *Rana*, bei *Bufo* rascher vollendet. Unsere Tafelabb. 17 muß ohne Zweifel dem pachytänen Stadium zugerechnet werden. Die Chromatinmasse, welche nun in parallelen Fäden als ein lockerer Knäuel den Kern erfüllt, ist so groß, daß in vollständigen Zellen eine Deutlichmachung der Verhältnisse nicht gelingen wollte; aus diesem Grunde bilde ich eine angeschnittene Zelle ab, von deren einem Pole eine Kalotte entfernt ist.

Für die Deutung des Buketts hat das Strepsinema bei *Rana* wertvolle Dienste geleistet. Begreiflicherweise suchte ich eifrig nach entsprechenden Stadien, doch leider erfolglos. Aus den Verhältnissen im Bukett und im Strepsinema hat Witschi (1924) für *Rana* die Existenz von fünf Sammelchromosomen postuliert. Nach den Verhältnissen im Bukett darf, in Analogie zu *Rana*, angenommen werden, daß bei *Bufo sechs* Sammelchromosomen während der Proreduktion gebildet werden.

In der Diakinese sind Ringbildungen der großen und Hantelformen der kleinen Chromosomenpaare charakteristisch (Taf. IX, Abb. 18). Die erstlich durch scharfe Ecken ausgezeichneten Chromosomen ziehen sich zusammen und ihre Oberfläche wird glatt.

Das Stadium der Abb. 11, Taf. IX gibt hier nochmals Anlaß zu einer kurzen Diskussion. Man kann nämlich, wie es King anscheinend auch tut, das strittige Stadium zwischen die Diakinese und die erste Reifeteilung einschieben. Auch so erhalten wir eine geschlossene Serie. Die Abb. 34 auf Taf. II bei King (1907) entspricht unserer Abb. 12, Taf. IX. Nur läßt die Abbildung der Autorin nicht erkennen, ob es sich um eine haploide oder diploide Chromosomengarnitur handle. Die acht abgebildeten knollenförmigen Chromosomen sind in fortlaufender Kette miteinander verbunden, während die in unserem Fall zum Teil Knotenpunkte eines Netzes darstellen. Aus dem Text von King glaube ich schließen zu dürfen, daß es sich um eine haploide Garnitur handle, da daraus die Tetraden durch Ringbildung hervorgehen sollen. Leider sagt die Autorin kein Wort über die beobachtete oder vermutete Zahl dieser Knollenchromosomen. — Wenn bei *Bufo viridis* (und den anderen beiden mitteleuropäischen Arten) dies „Knollenchromosomenstadium" zwischen die Diakinese und die Reifeteilung gehörte, so müßten die Chromosomen durch Kondensation aus den Gemini (= Tetraden) der Abb. 18, Taf. IX entstanden sein. Wäre nur eine Zahl von elf Knollen zu beobachten, so wäre ein Übergang aus diesem Stadium zur Metaphase der ersten Reifeteilung leicht denkbar. Es sind aber ihrer 22, so daß sich je zwei gleiche Chromosomen zu einer Diade vereinigen müßten. Solche Übergänge konnte ich nicht beobachten, dagegen die verschiedensten Stadien der Tetradenkondensation, so daß der Übergang direkt aus der Tetrade in die Diade als gesichert bezeichnet werden darf. Dies und die weiter oben angeführten Gründe führen mich dazu, an der in der Tafel gewählten Einreihung des strittigen Stadiums festzuhalten und es als Prochromosomenstadium zu betrachten.

Mit der Erreichung der Diakinese (Taf. IX, Abb. 18) ist die Proreduktion abgeschlossen. Von da ab haben wir die Stadien der Reifeteilungen vor uns.

Reifeteilungen.

In der Seitenansicht der ersten Reifespindel sehen wir lauter hantelförmige Chromosomenpaare. Diese Paarlinge entsprechen sicherlich den Gemini des letzten Proreduktionsstadiums und gehen allmählich durch Kondensation aus diesen hervor, und zwar in der Weise, wie es Abb. 3 veranschaulicht. Dieser Vorgang muß sehr rasch ablaufen, da keine Zwischenstufen beobachtet werden konnten.

Levy (1915) glaubt die Formveränderung lediglich auf die Wirkung der Zugfasern zurückführen zu müssen, übersieht dabei aber, daß dann an den Stellen,

wo die Zugfasern ansetzen, kleine Zipfel vorspringen müßten, da die Chromosomen hier noch nicht die Dichte erreicht haben, welche ihnen bei der Reifeteilung zukommt. Wenn schon den Zugfasern ein gewisser Einfluß auf die Form der Chromosomen zugestanden werden müßte, so doch sicher *nicht* der *alleinige*.

Die Kernmembran, die ein Stadium früher noch vorhanden war, ist nun aufgelöst. Von der Seite betrachtet, bietet die erste Reifespindel einen durchaus normalen Anblick. An beiden Polen sind in vielen Fällen die Centriolen mühelos zu erkennen. Von ihnen aus gehen die Zugfasern nach den Chromosomen in der Äquatorialplatte; sie sind aber auch zugleich das Zentrum der sogenannten Polstrahlung, wie die Abb. 19, Taf. IX, nach einem besonders günstigen Präparat gezeichnet, zeigt. Bald weichen die Chromosomen auseinander und wandern, offenbar dem Zug der Fasern folgend, den Polen zu. Ein solches Stadium stellt Abb. 20, Taf. IX dar. Noch sind die Centriolen deutlich sichtbar, doch bald verschwinden sie in der Chromatinmasse der am Pol angelangten Chromosomen. Es läßt sich nicht entscheiden, ob sie erhalten bleiben oder auf irgendeine Weise eine Umbildung erleiden. In der Telophase der Reifeteilung I (Taf. IX, Abb. 21) sind die Chromosomen der beiden Tochterzellen durch deutlich sichtbare Fäden miteinander verbunden. Die trennende Zellwand hat sich bereits gebildet; das Wirrsal der beschriebenen Fäden in unserer Abbildung führe ich lediglich auf die Wirkung des Mikrotommessers zurück.

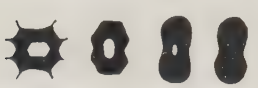


Abb. 3. Schematische Darstellung der Chromosomenkondensation beim Beginn der Diakinese.

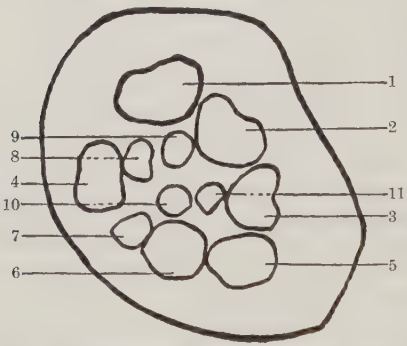


Abb. 4. Metaphasische Platte der ersten Reifeteilung mit der Bezeichnung der elf Chromosomen nach ihrer Größenordnung. Vergr. etwa 4350.

Die erste Reifeteilung ist im Juli und August häufig anzutreffen. Bei der Polansicht dieses Stadiums ist die Zahl 11 ohne weiteres festzustellen. Mit Leichtigkeit können sechs große und fünf kleine Chromosomen unterschieden werden (Taf. IX, Abb. 22). Dies gelingt nur, wenn die Chromosomen noch in der Äquatorialebene liegen; je näher sie dem Pole rücken, desto schwerer wird es, alle elf zu erkennen. Wir haben zumeist die Polansicht der Diaden vor Augen. Jede der Diaden entspricht einem Chromosomenpaar der Vermehrungsteilung, also die sechs großen Chromosomen ohne allen Zweifel den zwölf Schleifen-, die fünf kleinen dagegen den zehn Stäbchenchromosomen. Durch Vergleich der Masse der einzelnen Diaden mit der der Schleifen und Stäbchen in der Vermehrung gelingt es bei einiger Übung, die einzelnen Elemente

der Haploplatte mit den entsprechenden der Diploplatte zu identifizieren. Chromosom 1 unserer Abb. 4 entspricht dem größten Schleifenpaar der Vermehrungsplatte, 2 dem zweitgrößten usw. (4).

In der Abb. 5 gebe ich weitere 25 Haploplatten der ersten Reifeteilung. Dabei handelt es sich nur um solche Fälle, in denen ohne allen Zweifel im Präparat elf Chromosomen gezählt werden konnten und wo alle elf Elemente im selben Schnitt lagen. Außer den abgebildeten habe ich noch eine große Reihe von Platten ausgezählt, deren Elemente über zwei Schnitte verteilt waren. Auch da konnte ich zumeist die normale Zahl feststellen. Wenn ein Element fehlte, so fand es sich in einigen Fällen noch verschleppt durch das Mikrotommesser. Durchschnittene Platten dürfen deshalb nur bedingungsweise bei der Feststellung der charakteristischen Chromosomenzahl herangezogen werden (5).

Nach erfolgter erster Reifeteilung bildet sich ein Ruhekern, der zwar nur kurzen Bestand hat, aber sicher nachgewiesen werden kann. Beccari nennt *dieses* Stadium die *Intercinese!* Abb. 22, Taf. IX gibt ein solches wieder (rechte Hälfte der Abbildung). Noch können ohne große Mühe die elf Elemente in ihrer typischen Größenverschiedenheit erkannt werden. Das Entsprechende hat Witschi auch für *Rana* nachgewiesen. Seine Beschreibung gilt auch Wort für Wort für *Bufo*: die Chromosomen liegen der Kernmembran als unregelmäßig geformte Brocken dicht an und sind unter sich durch ein Netzwerk feiner chromatischer Fäden verbunden. Die Einordnung dieses Stadiums in eine fortlaufende Serie bietet diesmal keine Schwierigkeiten. Da Champys Angabe, daß sich zwischen erster und zweiter Reifeteilung ein Ruhekern bilde, von Levy (1915) als unrichtig bezeichnet wurde, habe ich den besonders schönen Fall, wo in zwei benachbarten Zellen eine erste Reifeteilung und ein sich bildender Ruhekern nach Abschluß derselben zu beobachten sind, hier abgebildet. Außerdem waren in beiden einwandfrei alle elf Elemente zu erkennen. In Taf. IX, Abb. 23 stellte ich zwei unmittelbar benachbarte Zellen dar, wovon die größere zwischen das Leptotän- und das Diplotänstadium einzuordnen ist, die kleinere jedoch einen Ruhekern zwischen den beiden Reifeteilungen enthält.

Die zweite Reifeteilung zeichnet sich durch die Kleinheit der Zelle und des Zellinhaltes aus. In der Seitenansicht einer Spindel erkennt man die beiden Centriolen, von denen aus die Zugfasern nach den Diaden gehen. Die Polstrahlung konnte nicht nachgewiesen werden, doch spricht das nicht unbedingt für ihr absolutes Fehlen. Die Kernmembran, welche sich während der Intercinese gebildet hatte, ist nun wieder verschwunden. Die Chromosomendiaden bilden eine dichte, schwarze Platte.

Bei *Rana* erreichen die Spindelpole zunächst die Zellwand, um später bei beginnender Anaphase mehr ins Zellinnere zu rücken, wobei gleichzeitig die Spin-

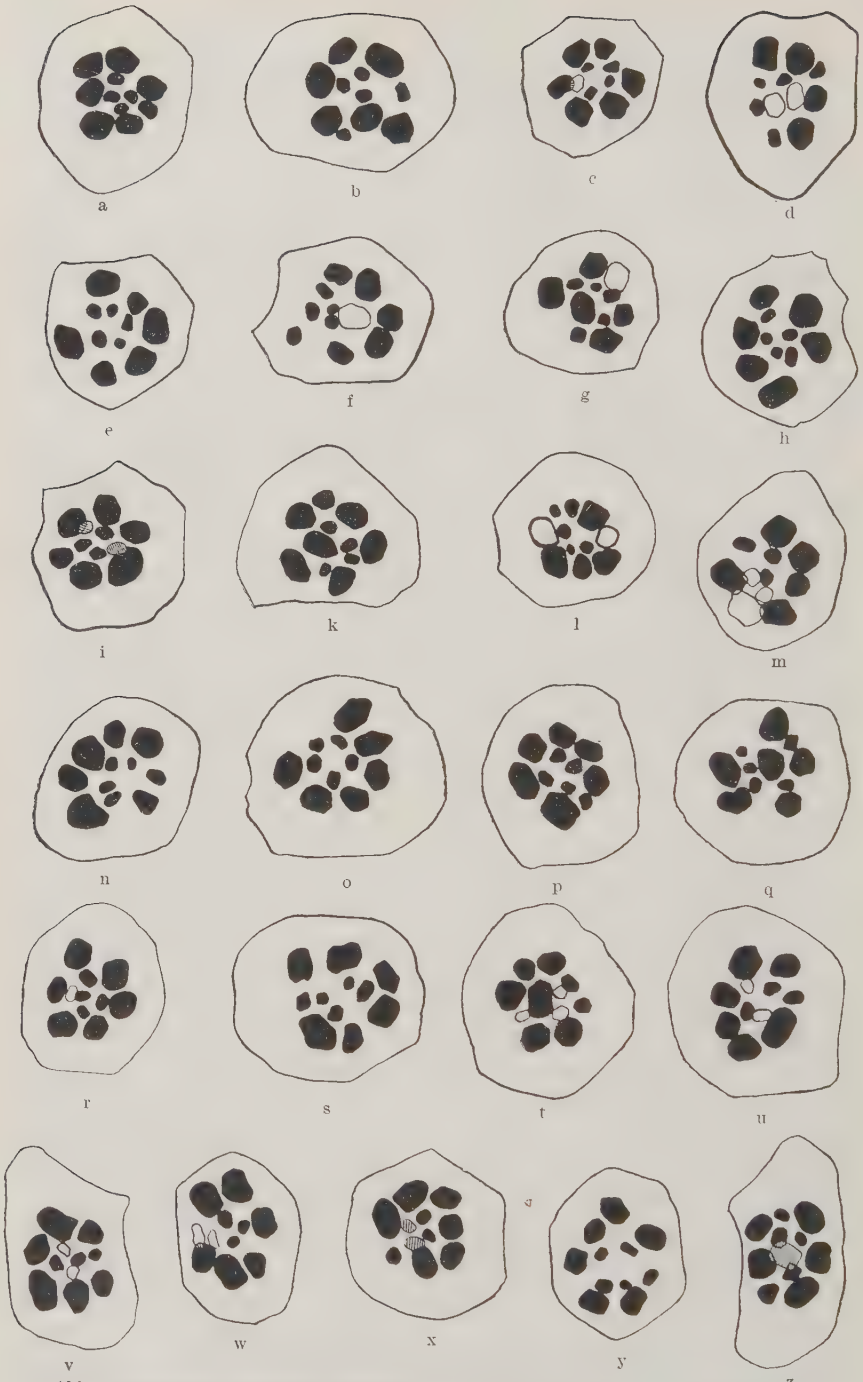


Abb. 5. Metaphasen der ersten Reifeteilung von *Bufo viridis* LAUR. Vergr. etwa 1800.

delfasern sich bauchig vorwölben (Witschi, l. c.). Die Wechselkröte zeigt etwas abweichende Verhältnisse. Auch solange die Metaphase völlig ruht, berühren die Pole der Spindel niemals die Zellmembran; in der Anaphase bleiben die Zugfasern gestreckt. In Abb. 24, Taf. IX, ist eine Spindel von der Seite gezeichnet; während im entsprechenden Stadium der ersten Reifeteilung zwischen den oberen und unteren Partnern der Diaden ein hellerer Bezirk wahrzunehmen ist, erscheint hier die ganze Masse gleichmäßig schwarz (vgl. auch Abb. 6).

Vom Pol betrachtet erhalten wir wiederum eine Platte, in der elf Elemente erkennbar sind. Auch hier sind wieder die gleichen typischen Größenunterschiede der einzelnen Chromosomen zu erkennen, genau wie in der Metaphase der ersten Reifeteilung. Ohne Schwierigkeit können sechs größere und fünf kleinere Chromosomen abgetrennt werden. In unserer Abbildung sind die einzelnen Elemente durch Fäden miteinander verbunden. Das Stadium muß deshalb als beginnende Telophase angesehen werden. In der Abbildung (Taf. IX, Abb. 25) ist ein Element, welches zwei andere teilweise überschneidet, zur deutlichen Darstellung hell gehalten. Im Präparat ist mit Hilfe der Mikrometerschraube leicht nachzuweisen, daß es ein besonderes, etwas höher liegendes Element ist, und daß es unzweifelhaft zu dieser Platte gehört. Auch in diesem Stadium ist nie mit Regelmäßigkeit ein der Teilung vorauseilendes oder ihr nachhinkendes Element wahrzunehmen (vgl. Abb. 6).

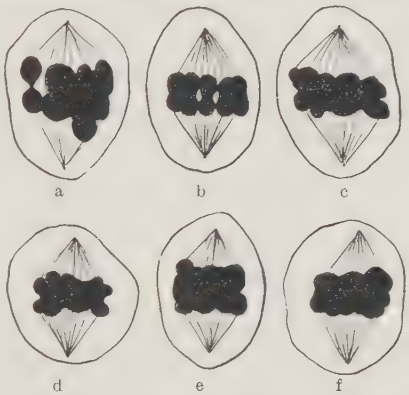


Abb. 6. Seitenansicht von Spindeln der Reifeteilung II von *Bufo viridis* Laur. Vergr. 2000.

Die aus der zweiten Reifeteilung hervorgehenden Zellen sind die Spermatiden. Ihr Kern ist zumeist von runder Form, ab und zu mit einer kleinen Einkerbung (Taf. IX, Abb. 26) versehen. In der Regel bildet sich ein Ruhekern, in welchem ein kleiner Nucleolus erkennbar bleibt (Taf. IX, Abb. 27 und 28). Im Stadium der Abb. 27 erfüllt ein feinmaschiges Netzwerk den Kern, bzw. legt sich an die Kernmembran dicht an. In den Knotenpunkten des Netzes findet sich jeweilen eine dichte, punktförmige Masse von Chromatin. Ganz ähnliche Bilder reproduziert King (1907) für *Bufo lentiginosus*. Dagegen sind die Abbildungen Witschis von anderem Charakter; der Kern hat bei *Rana* nicht das luftige Gitterwerk, wie bei *Bufo*, und die Knotenpunkte erscheinen größer und dicker.

Schon ein flüchtiger Vergleich der Abb. 19 und 24, Taf. IX, oder gar einer Spermatide (Taf. IX, Abb. 27) mit einer Präspermatide (Taf. IX, Abb. 22, rechte Hälfte), zeigt den starken Größenunterschied

der Zellen. Er kann nicht nur durch die vorübergegangenen Teilungen bedingt sein; dagegen spricht auch die Abb. 26, Taf. IX, welche fast doppelt so groß ist als irgendeine Spermatide der Abb. 27, Taf. IX. Auch diese Zelle wird im Laufe der Weiterentwicklung kleiner werden, ohne Zweifel durch Abgabe von Zellinhalt durch die Zellmembran, ganz wie Witschi für die entsprechenden Vorgänge beim Frosch plausibel gemacht hat.

King (l. c.) behauptet, daß bei *Bufo lentiginosus* zwischen den beiden Reifeteilungen kein Ruhekern gebildet werde. Ich habe aber, in Übereinstimmung mit Beccari, die Existenz des Ruhekerns bei *Bufo viridis* (und seither auch bei den anderen beiden Bufonen) sicher nachgewiesen, und vermute, daß er der amerikanischen Autorin in der Beobachtung entgangen sei. Denn es ist wenig wahrscheinlich, daß so nahe verwandte Formen sich so wesentlich unterscheiden. Noch in einem anderen Punkte gehen die Beobachtungen Kings und die meinigen auseinander: King bildet in allen Spermatiden zwei kleine, durch einen Faden verbundene Punkte ab, die Centriolen, welche später den Schwanzfaden zu bilden haben. Trotzdem es mir nie gelang (bei keiner der drei untersuchten Arten), dieses Gebilde sichtbar zu machen, zweifle ich nicht an der Richtigkeit dieser Beobachtung Kings. Auch Witschi hat die Centriolen in den ruhenden Spermatiden bei *Rana* nicht nachweisen können.

Spermiogenese.

Noch einmal muß ich darauf hinweisen, daß bei *Bufo viridis*, im Gegensatz zu *Rana temporaria*, im gleichen Follikel immer mehrere Stadien zugleich vorkommen. So ist es auch bei der Spermiogenese. Daß neben den fertigen Spermien noch Archispermatogonien vorhanden sind, darf nicht verwundern, denn aus ihnen muß der Hoden regenerieren. Die Follikel mit Spermatogonien und solche mit Spermatocyten oder Präspermatiden aber müßten, nach dem „Vorbilde" von *Rana*, zur Zeit der Spermiogenese verschwunden sein.

Die Follikel mit den Spermatiden sind bei *Bufo* nicht so deutlich blasenförmig wie bei *Rana*. Viel wesentlicher scheint mir ein anderer Unterschied in der Spermiogenese von Kröte und Frosch. Witschi gelang es, auch in auswachsenden Spermien die für *Rana* typischen 13 Elemente nachzuweisen. Weder King noch ich konnten etwas Entsprechendes bei *Bufo* beobachten. Die Spermatiden (Taf. IX, Abb. 27) strecken sich in die Länge und werden allmählich zum Spermium.

Die in Abb. 29, Taf. IX abgebildete Zelle scheint in Degeneration begriffen zu sein; dafür sprechen zwei Gründe. Einmal sind degenerative Vorgänge bei *Bufo* wie nicht bald bei einer anderen Tierart auf Schritt und Tritt anzutreffen, in jedem Stadium und von verschiedenstem Aussehen. Der zweite Grund ist darin zu erblicken, daß das abgebildete Stadium trotz sorgfältigstem Durchsuchen von über tausend Schnitten nur ein einziges Mal angetroffen wurde. Wenn ich es trotzdem

abbilde, so geschieht es bloß darum, weil hier nochmals alle elf Chromosomen in ihren typischen Größenunterschieden erkannt werden können. Trotz der durch verschiedene Gründe wahrscheinlich gemachten Anomalie dieser Phase erscheint sie für den Nachweis der Chromosomenkonstanz sowie als Stütze für die Individualitätstheorie von einigem Wert.

Wie der Kern der Spermatide allmählich eine gestreckte Form annimmt, so dehnt sich auch der ihn umgebende Plasmahof in die Länge. Dabei sammelt sich die Hauptmasse des Cytoplasmas am Hinterende des Kernes an. In diesem Moment erkennt man bei *Bufo viridis* zum erstenmal eine Bildung, die wahrscheinlich dem Achsenfaden entspricht (Taf. IX, Abb. 30). Der Kern selber nimmt nun die Farbe begieriger auf, als in irgendeinem früheren Stadium. Im Kernplasma ist eine Anzahl von dunklen Punkten zu beobachten, von denen Fäden nach allen Richtungen ausgehen. Die Zahl 11 konnte jedoch nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Sehr wahrscheinlich muß die Bildung, wie sie in Abb. 31, Taf. IX dargestellt wurde, als abnorm betrachtet werden. Das durch einen Stiel mit der Hauptmasse des Kernes verbundene Kernstückchen mag einem einzelnen Chromosom entpsrechen (Karyomeritenbildung). Solche Erscheinungen werden öfter angetroffen. Dagegen wird das Stadium der nächsten Abbildung (32) so häufig beobachtet, daß kaum gezweifelt werden kann, daß es völlig normal sei. Der Kern hat beinahe die definitive Länge erreicht, ist jedoch von einem leichten Gitterwerk von schwacher Chromaffinität erfüllt. Das Cytoplasma hat sich hinten angesammelt, umgibt aber den ganzen Kern immer noch mit einem feinen, kaum wahrnehmbaren Saum. Am hinteren Ende des Kernes ist eine Ansammlung von stärkerer Tingierbarkeit, von der aus ein Faden in das Plasma vorstößt.

Dies Stadium scheint mir in Übereinstimmung zu stehen mit dem von Retzius (1906) geschilderten, angeblich durch die Fixierung gequollenen, Spermium.

Einen Schritt weiter in der Entwicklung hat der Kern wieder eine größere Neigung zu den Farbstoffen gewonnen. Von der nun zugeschärften Spitze bis zum abgerundeten Hinterende färbt er sich gleichmäßig schwarz. Meist hat er die Form einer Sichel ohne Stiel. Die hintere Plasmaansammlung ist nun nahezu kugelförmig und der den Kern einhüllende Plasmamantel hat eine minimale Dimension erreicht (Taf. IX, Abb. 34). Daß auch auf diesem Stadium noch degenerative Prozesse eintreten können, scheint mir die nächste Abbildung (35) zu beweisen. Vom Zellplasma ist keine Spur mehr zu erkennen; der Kern selber ist so offenkundig in Degeneration begriffen, daß hierüber kein Wort zu verlieren ist. Auffällig ist einzig die Unterteilung des Kernes in dunklere und hellere Partien. Ob vielleicht hier nochmals die elf typischen Elemente erkennbar werden, konnte ich nicht mit Sicherheit entscheiden.

Der wuchtige und breite Spermienkopf (Taf. IX, Abb. 34) wird allmählich schlanker und graziler. Immer noch ist er leicht gebogen. Auch das Cytoplasma, das dem Spermienkopf entlang überhaupt nicht mehr sichtbar ist, hat sich in seiner Masse vermindert und gleichzeitig eine etwas längere Form angenommen. Der vom Hinterende des Spermienkopfes ausgehende Faden ist dünner geworden; in günstigen Fällen kann man nahe dem Spermienkopf einen schwarzen Punkt und am Ende des Fadens einen ebensolchen erkennen. Der hintere Punkt liegt nahe dem Plasmarande und erweckt den Eindruck, als ob er das Plasma vor sich her schöbe (Taf. IX, Abb. 36). Wird bei Eisenhämatoxylinfärbung der von den Spermien aufgenommene Farbstoff durch langsames Differenzieren (in Eisenalaun von etwa 0,05%) fast völlig entfernt, so erhalten wir Bilder, wie sie in Abb. 37, Taf. IX festgehalten sind. Der Spermienkopf ist nur noch sehr schwach gefärbt; an seinem Hinterende findet sich eine etwas stärker gefärbte Masse, von der aus ein dunkler Faden mitten durch die nun lang und fein ausgezogene ehemalige Zellplasmamasse geht. In günstigen Fällen kann an diesem Achsenfaden unweit des Spermienkopfhinterendes eine punktförmige Anschwellung beobachtet werden. Ohne Zweifel ist dies der eine Partner des durch Teilung aus dem Centriol entstandenen Paares, während der andere Partner mit dem Achsenfaden ganz ans Hinterende des Schwanzfadens gewandert ist (Fig. 38, Taf. IX). Das fertige Spermium unterscheidet sich von dem eben geschilderten Stadium nur wenig. Bei normaler Differenzierung erscheint der Kopf als eine homogene Masse; das Spitzenstück ist leicht gekrümmt und der ganze Spermienkopf ist schwach gebogen (Taf. IX, Abb. 39). Er ist bei weitem nicht so lang und schmal wie der Spermienkopf von *Rana*. Die Plasmahülle des Schwanzfadens ist nun kaum mehr nachweisbar; hingegen ist die punktförmige Anschwellung nahe am Kopfstück deutlich zu erkennen (6).

(1) Chromosomenzahl beim erwachsenen Männchen.

Beccari (1926) teilte mit, daß die diploide Chromosomenzahl bei der Wechselkröte in den larvalen Vermehrungsteilungen 22 sei, im erwachsenen Testikel jedoch nur 21 betrage. „Il n'est pas aisé de surprendre dans les cinèses de spermatogonies des figures des plaques équatoriales aussi claires que celles des protogonies. Néanmoins dans cinq de ces plaques la numération a été possible avec une suffisante exactitude. Eh bien j'ai toujours obtenu le chiffre 21." Seltsamerweise hält auch Champy (1913) die Kröten zu histologischen Untersuchungen über die Spermatogenese für schlecht geeignet, allerdings wegen der Kleinheit der Elemente. Im Gegensatz hierzu muß ich betonen, daß gerade *Bufo viridis* von allen Krötenarten, die ich untersuchte, die klarsten Bilder lieferte, und alle Kröten zusammen zeigten leichter zu durch-

schauende Verhältnisse, als irgendwelche andere einheimischen Amphibien, die Urodelen inbegriffen. Ich kann auch nicht deutlich genug hervorheben, daß alle von mir reproduzierten Äquatorialplatten (allein aus dem *Hoden* von *Bufo viridis* sind es ihrer acht) sowohl vom erwachsenen wie vom jungen, eben metamorphosierten oder kurz vor der Metamorphose stehenden Tiere immer eindeutig 22 Chromosomen erkennen ließen. In zahlreichen, nicht abgebildeten Fällen, wo sich die Chromosomengarnitur über zwei oder drei Schnitte verteilte oder wo die Äquatorialplatte zur Schnittrichtung sehr stark geneigt stand, habe ich ebenfalls *immer*, wenn auch nicht gerade mühelos, doch *sicher*, 22 Chromosomen erkennen können. In einer vorläufigen Mitteilung (Stohler 1927b) gab ich meiner Meinung Ausdruck, daß die von Beccari gegebenen Abbildungen bei richtiger Interpretation doch auch die Zahl 22 erkennen lassen. Nach allen eingehenden Untersuchungen, die ich auf die abweichende Mitteilung des italienischen Autors hin unternommen habe, kann ich diese Ansicht nur bestätigen. Es ist schwer, die Quelle des Irrtums zu finden: an der Fixation und der technischen Behandlung der Objekte kann es kaum liegen, da Beccari in den zarteren und empfindlicheren larvalen Geweben zu gleichen Resultaten kam, wie ich. Es läßt sich nur denken, daß die von Beccari gewählte Schnittdicke ungenügend war; leider macht er hierüber in keiner seiner Arbeiten irgendwelche Angaben. Auch Champy (1913) hat zur Klärung der Frage nach der Chromosomenzahl nichts beigetragen; seine künstlerisch wertvollen Abbildungen fördern das Problem in keiner Weise. Er konnte auch keine Chromosomenzahl feststellen.

(2) Zur Frage nach den Chromosomenpaaren.

Anläßlich seiner Untersuchungen an *Salamandra maculosa* hat Meves (1911) zu der Frage Stellung genommen, ob in der Vermehrungsteilung der Spermatogonien wirklich Chromosomen-*Paare* vorhanden seien. Dabei kam er auf Grund seiner Messungen zu der Ansicht, daß keine Paare festzustellen seien, ihre Existenz der vielen vorhandenen Fehlerquellen wegen jedoch auch nicht unbedingt geleugnet werden könne. Im Soma kann er nur in der Hälfte der Fälle den typischen großen Unterschied in der Länge zwischen dem kleinsten Chromosom der großen und dem größten der kleinen feststellen. Auch das Vorkommen bestimmter Chromosomenformen scheint ihm bei *Salamandra* zu fehlen. Die Form der Chromosomen soll, nach Meves, in der Spindel nur durch die Wirkung der Zugfasern bedingt und der Ansatzpunkt derselben nicht immer gleich sein. — In gewisser Beziehung sind die Beobachtungen Meves' richtig: in verschiedenen Äquatorialplatten der gleichen Art, sogar des gleichen Tieres, wird man kaum *identische* Chromosomenformen antreffen. Doch ein Blick auf die Abb. 1 beweist, daß immer *ähnliche* Formen auf-

treten: man findet immer gleichschenklige große und gleichschenklige kleine Haken; ebenso sind ungleichschenklige Formen regelmäßig anzutreffen. Ein Vergleich zeigt sogar, daß bei den letzteren das Verhältnis der Länge des großen zu der des kleinen Schenkels stets gleich ist. Wenn man die Spermatogenese einer Tierart gründlich durchgearbeitet hat, wird man dazu kommen, jedes einzelne Chromosomenindividuum genau zu erkennen und es in jeder Platte sofort wieder herauszufinden, sogar dann, wenn es eine ganz andere Form angenommen hat, wie z. B. in den Reifeteilungen. Danach erscheint es wahrscheinlicher, daß die Zugfasern, wenn wirklich *sie* die Form des Chromosoms bestimmen, immer an der gleichen Stelle inserieren.

(3) Zur Anordnung der Chromosomen in der Äquatorialplatte.

Gewisse Abweichungen von der weiter vorn beschriebenen Anordnung der Chromosomen sind immer wieder zu beobachten und können nicht besonders auffallen. Wir haben es doch mit durch künstliche Mittel beeinflußten Zellen zu tun; und zudem waren es einst *lebende* Zellen und das Leben kennt keine mathematische Genauigkeit. Ohne Zweifel sind hier mechanische Kräfte für die Anordnung verantwortlich, etwa in der Weise, daß die kleineren Chromosomen dem Zuge der Fasern geringeren Widerstand entgegensetzen, eben infolge ihrer Kleinheit (d. h. durch geringere Reibung gegen das Plasma), als die großen. Dafür sprechen verschiedene Beobachtungen, so z. B. daß das größte Chromosom stets an der äußersten Peripherie liegt und daß in der Seitenansicht der Metaphasen und frühen Anaphasen häufig die kleinen Chromosomen dem Centriol näher gerückt sind als die großen. Dies Vorauseilen kleiner Chromosomen darf jedoch nicht mit dem von Beccari (1926) in Abb. 9 abgebildeten Fall verwechselt werden. Dort sind anscheinend die kleinsten Chromosomen auf beiden Seiten der Spindel bereits am Pol angelangt, während die übrigen Chromosomen noch dicht beieinander in der Äquatorialebene liegen. Solche Erscheinungen sind auch mir im Laufe meiner Untersuchungen begegnet. Doch kann ich ihnen keine besondere Bedeutung beimessen, da sie zu wenig regelmäßig zur Beobachtung gelangen. Vielmehr halte ich dafür, daß durch irgendeinen unbekannten Zufall die Zugfasern der betroffenen Chromosomen sich plötzlich kontrahierten und so die Chromosomen an die Pole beförderten.

(4) Zur Frage nach der haploiden Chromosomenzahl.

Im Hoden des adulten Männchens von *B. viridis* fand Beccari elf Chromosomen (1925 a und b) und teilt sie in sechs große und fünf kleine ein. Die betreffenden Arbeiten kamen mir erst nach Abgang der Korrekturen meiner Mitteilung (1926) in die Hände, so daß ich sie nicht mehr berücksichtigen konnte. Ich schließe mich nun dieser Einteilung

an, nachdem ich früher vier große, zwei mittlere und fünf kleine Chromosomen unterschieden habe.

In ihrer Arbeit über die Spermatogenese von *Bufo lentiginosus* gibt King (1907) eine einzige Abbildung einer Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung, in welcher alle Chromosomen gezählt werden können. Darin lassen sich sechs große und sechs kleine Elemente erkennen. Es scheint, daß die sechs großen Chromosomen in ähnlicher Weise unter sich verschieden sind wie die sechs großen von *B. viridis*. Die Abbildung je einer einzigen haploiden und diploiden Platte muß als ungenügende Unterlage für die Feststellung einer Chromosomenzahl betrachtet werden, um so mehr, als die Autorin sich auch nicht darüber ausläßt, ob sie in weiteren Fällen 12 bzw. 24 Chromosomen mit unbezweifelbarer Sicherheit habe feststellen können.

(5) Vorauseilende Chromosomen in der Reifespindel.

In der Seitenansicht der ersten Reifespindel beobachtete Beccari (1926) nahe den beiden Polen je ein kleines Chromosom. Die übrigen Chromosomen lagen noch dicht beisammen in der Äquatorialplatte. Solche und ähnliche Bilder kommen tatsächlich zur Beobachtung. In der Regel teilen sich alle Chromosomen gleichzeitig. Aus dem Umstand, daß nicht immer das gleiche Element das Vorauseilende ist (vgl. Abb. 7), schließe ich, daß es sich bei diesem Vorgang um etwas Abnormes handle. Rein mechanisch ließe er sich auf plötzliche Kontraktion einzelner Zugfasern zurückführen, hervorgerufen etwa durch die Einwirkung der Fixierungsflüssigkeit. Der Deutung Beccaris kann ich aber niemals beistimmen. Er sagt nämlich (1926): „J'ai enfin observé des plaques avec 10 Chromosomes, ce qui serait la conséquence logique des différences notées dans les metaphases vues de profil." Allerdings gibt Beccari zu, daß es sich um Ausnahmen handeln könne. Doch macht ihn die Beobachtung eines Kernes zwischen Reifeteilung I und II mit nur zehn Chromosomen wieder schwankend. Dort fehlt nämlich ein kleines Chromosom, was nach dem Autor, falls diese Beobachtung von anderen Forschern bestätigt würde, für die Existenz zweier Sorten von Spermatocyten oder Ovocyten sprechen würde. Mir gelang es nie, wirklich einwandfrei nur zehn Elemente im fraglichen Stadium zu beobachten, wohl aber mehrmals sicher elf. Es besteht kein Grund, an der Richtigkeit der Beobachtung Beccaris zu zweifeln (er gibt an, daß die in Frage stehende Zelle *nicht* angeschnitten sei), doch muß betont werden, daß es sicher eine Ausnahmeerscheinung ist. Auf seinen Versuch, das Phänomen mit dem Geschlechtsproblem in Zusammenhang zu bringen, werden wir noch zurückkommen.

(6) Anzahl der Spermienschwanzfäden.

Schon v. la Valette (1876) reproduzierte für *Bufo vulgaris* zweischwänzige Spermien. Auch hebt er diese Besonderheit im Texte hervor. Für *B. lentiginosus* bildet King (1907) ebenfalls ein zweischwänziges Spermium ab; die beiden Fäden sind nahe dem Hinterende miteinander verklebt. Sie sagt S. 365: „The tail of the spermatozoön is very long and it is composed of two filaments which are connected by a thin, trans-

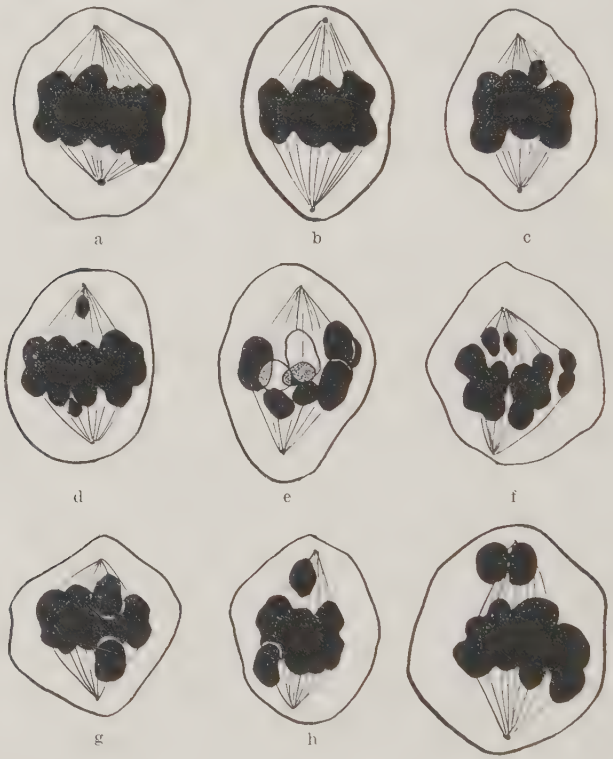


Abb. 7. Seitenansicht von Spindeln der Reifeteilung I von *Bufo viridis* Laur. Vergr. 2000.

parent, undulating membrane. The axial-filament, which grows out of the outer centrosome, is somewhat thicker than the marginal-filament and it extends some distance beyond the latter to form the end-piece of the tail." Außer den beiden schon erwähnten Autoren haben zweischwänzige Spermien beobachtet Bühler (1895 bei *B. vulgaris*), Retzius (1906, ebenfalls bei *B. vulgaris*), und Bromann (1900 bei *Bombinator igneus*).

Entweder ist der dünne Faden in meinen Präparaten mit dem dickeren stets so eng verklebt, daß er nicht als gesondert erkannt werden kann,

oder aber, was mir das Wahrscheinlichste zu sein scheint, es ist überhaupt nur ein einziger Schwanzfaden vorhanden und die Angaben der Autoren beruhen auf optischer Täuschung. Denn ich konnte trotz sorgfältigsten Suchens weder in den Hodenkanälchen noch in den Ausstrichpräparaten zweischwänzige Spermien finden.

b) Ovogenese im potentiellen Ovar des Männchens.

Das potentielle Ovar der Krötenmännchen begegnete seit seiner Entdeckung durch Rösel von Rosenhof (1758) mannigfaltigem Interesse. Wir werden in einem besonderen Abschnitte die verschiedenen Wandlungen in den Anschauungen über die Bedeutung dieses lange Zeit äußerst rätselhaft gebliebenen Gebildes darlegen. Dort soll auch die reiche Literatur kritisch gewürdigt werden. Im vorliegenden Abschnitt werden wir uns mit der cytologischen Beschaffenheit und mit den cytologischen Vorgängen im potentiellen Ovar des Männchens von *Bufo viridis* Laur. befassen und auch nur die unumgänglich zum besseren Verständnis notwendige Literatur berücksichtigen.

Schnitte durch das potentielle Ovar erwachsener Männchen zeigen die Einatur der Zellen sehr deutlich. Daß in der Literatur Meinungsverschiedenheiten über die Art dieser Zellen herrschen, kann nur auf dem Mangel der mikroskopischen Technik, wie sie uns heute zur Verfügung steht, beruhen. Bei Larven, die noch von der Metamorphose weit entfernt sind, gestaltet sich die Identifikation der Zellen in der wachsenden Keimleiste ziemlich schwierig. Wenige Tage vor der Metamorphose dagegen erscheinen die Zellen in den potentiellen Ovarien in deutlichster Weise als Eier. Würde man zu dieser Zeit nicht die histologische Struktur des ganzen Organs berücksichtigen, so wäre eine Verwechslung mit dem funktionellen Ovar nur selbstverständlich. Sie unterscheiden sich aber dadurch, daß das Ovar stets eine gut ausgebildete primäre Genitalhöhle aufweist, während das potentielle Ovar in früher Entwicklungszeit und auch nach der Metamorphose eine kompakte Masse darstellt. Beim adulten Tier ist im potentiellen Ovar jedoch regelmäßig eine Höhle anzutreffen.

Sehr eingehend beschäftigte sich Beccari (1925a) mit den Verhältnissen bei *Bufo viridis*. Das potentielle Ovar des erwachsenen Tieres nimmt seinen Ursprung in einer zwei, höchstens drei Rumpfmetamere langen rostralen Zone der Genitalleiste. Die Keimzellen entwickeln sich bei allen Larven von *B. viridis* aus den Urkeimzellen. Bei den Larven ist neben einer konstanten Ovogenese auch ab und zu eine unvollkommene Spermatogenese zu beobachten. Die männlichen Keimelemente gelangen nicht zur Reifung. Die Differenzierung der Geschlechter geschieht in der von Witschi für *Rana temporaria* angegebenen Weise. Bei fast allen (nach meinen Befunden bei allen) Männchen bleibe das

weibliche Element des potentiellen Ovars erhalten. Darum sei die große Mehrheit der Männchen als maskulinierte Hermaphroditen zu betrachten. Die Keimkörper der Larven, auf deren Kosten sich das potentielle Ovar entwickelt, sind Präovarien.

Bei der Schilderung unserer cytologischen Befunde ist zunächst zu bemerken, daß beim adulten Männchen in den Monaten Juli und August lebhafte Vermehrungsteilungen als Folge der einsetzenden Regeneration anzutreffen sind. Diese Zeit ist deshalb für chromosomale Studien besonders günstig und es gelang mir mit geringer Mühe, an einem im Juli 1925 fixierten Männchen die diploide Chromosomenzahl festzustellen (Stohler 1926). Auch bei Larven, die unmittelbar vor der Metamorphose stehen, sind die Vermehrungsteilungen sehr häufig; dasselbe gilt auch für Tiere, die die Verwandlung soeben überstanden haben. Zur gleichen Zeit sind im potentiellen Ovar des erwachsenen Männchens auch verschiedene andere Stadien anzutreffen, die als Einleitung und Abschluß der Teilung anzusehen sind. Selbstverständlich werden bei jungen Tieren in den obengenannten Altersstufen die gleichen Stadien beobachtet. Die Ovogenese geht bis zu einem relativ vorgerückten Stadium der Auxocytenbildung; es kehren mit großer Regelmäßigkeit alle Phasen der Kerntransformation bis zum Keimbläschenstadium wieder. Die Auflösung des Keimbläschens oder gar Reifeteilungen können indes nie beobachtet werden, was auch nicht zu erwarten stand, da im normalen Amphibienei die Reifeteilungen erst unmittelbar vor der Ablage und nach der Befruchtung stattfinden, und die Eier des potentiellen Ovars sich von denen des funktionellen Ovars nicht unterscheiden. Sie weichen vom Verhalten normaler Eierstockseier nur darum ab, weil sie gezwungenermaßen nicht in den Uterus und nicht zur Ablage gelangen können. Die Eier aus potentiellen Ovarien, welche sich entwickelten, nachdem durch operative Entfernung der Hoden der hemmende Einfluß der männlichen Keimdrüsen weggefallen war, reifen wie normale Eier. Dies kann schon aus dem Umstand geschlossen werden, daß sich derartige Eier nach ihrer Befruchtung wie normale Eier zu Kaulquappen und zu metamorphosierten Krötchen entwickeln (Harms, Ponse, Guyénot und Ponse). Demnach fällt auch der Einwand, daß sich die Eier des potentiellen Ovars unter *keinen* Umständen bis zur Reifung oder gar darüber hinaus zu entwickeln vermögen, dahin (Spengel 1885a). Unter normalen Umständen, wie sie Spengel ausschließlich vor Augen geschwebt haben mögen, ist eine Reifung, wenn sie in dem sehr einschränkenden Sinne einer Reifeteilung gemeint ist, tatsächlich nicht zu beobachten. Ob in der Natur sich ursprüngliche Männchen finden, bei denen der Hoden vielleicht durch Parasitismus oder einen sonstigen Zufall verschwunden ist und infolgedessen das potentielle Ovar, gleich wie im Experiment, sich entwickelt und zur Abgabe reifer Eier gelangt, ist pro-

blematisch, jedoch nicht unwahrscheinlich. Daß in der Natur wirklich Umwandlungen vorkommen mögen, dafür scheinen mir solche Fälle zu sprechen, wo bei Männchen extrem große potentielle Ovarien und abnorm kleine Hoden angetroffen werden.

In der Spermatogenese von *Bufo viridis* haben wir die Beobachtung gemacht, daß sich die Ruhekerne durch ihre stark polymorphe Gestalt auszeichnen. Auch im potentiellen Ovar des Männchens weisen die Ruhekerne der Ovogonien die gleiche Eigentümlichkeit auf (Taf. X, Abb. 40). Die Lappenbildung des Kernes ist gleich stark ausgeprägt und in jedem Lappen befindet sich ein Nucleolus, nach welchem chromatische Fäden ihr Netzwerk ausspinnen. Das Chromatin kondensiert sich in der Prophase der Kernteilung in einem zunächst schmalen, mit zahlreichen Knoten versehenen Band (Taf. X, Abb. 41), das allmählich dicker wird und den Kern in vielfachen Windungen durchzieht (Taf. X, Abb. 42). Das Band zerfällt in die Chromosomen (Taf. X, Abb. 43), welche sich alsbald in der Äquatorebene sammeln. In der Seitenansicht der Vermehrungsspindeln sind die Zugfasern deutlich erkennbar; dagegen konnte ich die Centriole nur sehr selten beobachten. Besonders deutlich sichtbar ist die Polstrahlung (Taf. X, Abb. 44 und 45). Das Auseinanderweichen der Chromosomen verläuft durchaus normal; es können nie vorauseilende oder nachhinkende Elemente nachgewiesen werden. Die Durchschnürung der Zelle hat sich vollzogen, noch ehe die an den Polen angelangten Chromosomen eine einheitliche schwarze Masse gebildet haben. Abb. 46, Taf. X stellt eine späte Telophase dar. Mit größter Deutlichkeit sind Fasern zwischen den auseinandergewichenen Chromosomen sichtbar, die in unserem Falle durch das durchgehende Mikrotommesser in Unordnung gebracht sein dürften. An den Polen haben sich die Chromosomen angesammelt, doch ist noch erkennbar, daß die dunkle Masse aus verschiedenen Elementen zusammengesetzt ist. Eine Äquatorialplatte vom Pol her gesehen läßt in den allermeisten Fällen 22 Chromosomen erkennen. Mehr als 22 wurden nie beobachtet; waren weniger als 22 Elemente in einer Platte, so fanden sich die fehlenden im nächstfolgenden Schnitte. Es ist zu betonen, daß nie eine Platte gefunden wurde, in der sicher nur 21 Chromosomen vorhanden waren. Außer den schon 1926 publizierten Diploplatten aus dem potentiellen Ovar eines erwachsenen Männchens gebe ich in Abb. 8 zwei und in Abb. 47, Taf. X eine weitere solche Platte wieder. In allen fünf Fällen waren die Zahlen ganz einwandfrei festzustellen. Auch in einer ganzen Reihe nicht abgebildeter Äquatorialplatten waren die 22 Chromosomen sicher zu erkennen, wenn auch ihrer Übereinanderlagerung wegen nicht ohne Mühe. Aus diesem Grunde wurde von einer Abbildung derselben Umgang genommen.

Der nach der Teilung sich bildende Ruhekern weist wiederum die

bekannte Lappenbildung auf (Taf. X, Abb. 48). Die Tochterzellen bleiben im weiteren Verlauf der Ovogonienteilungen in Cysten vereinigt. Auch hier ist es kaum möglich, genaue Zahlen über die Teilungen der sekundären Ovogonien zu gewinnen. Von einem bestimmten Moment an treten die Reifungserscheinungen auf. Als erste Stadien müssen ohne Zweifel solche, wie ich sie in Abb. 49, Taf. X abgebildet habe, aufgefaßt werden. Sie leiten über zu dem bekannten Bukettstadium (Taf. X, Abb. 50 und 51). Hernach setzt das Wachstum (Taf. X, Abb. 52) der Eizelle ein; allmählich vergrößert sich das Plasma, auch im potentiellen Ovar des jungen Tieres und schließlich haben wir die Zellen vor uns, wie sie für das Ovar typisch sind (Taf. X, Abb. 53 und 54). Der Kern ist groß, bläschenförmig und enthält als wesentlichste geformte Einschlüsse die charakteristischen Bürstenchromosomen. Ihre Zahl festzustellen gelingt nicht, da sich die Kerne bei 10 μ dicken Schnitten stets über mehrere Schnitte verteilen. Im Kern sind auch zahlreiche dunkle Punkte anzutreffen, die als „Keimflecke" gedeutet wurden, die mir aber mit den Nucleolen identisch zu sein scheinen. Der ganze Kernraum scheint von einem feinen Maschenwerk achromatischer Substanz erfüllt (Taf. X, Abb. 54).

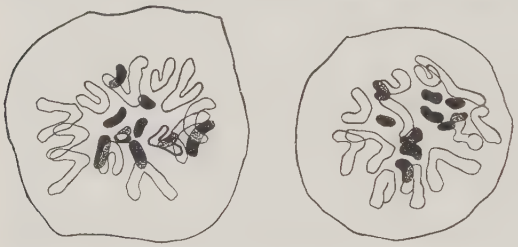


Abb. 8. Vermehrungsteilung. Äquatorialplatten aus dem männlichen potentiellen Ovar von *Bufo viridis* Laur. Vergr. 2000.

Im Ei, wie wir es nun beschrieben haben, hat der Kern seine polymorphe Gestalt verloren. Andeutungen von Lappenbildungen sind ab und zu noch zu beobachten; doch ist eine ausgesprochene Einkerbung nie zu sehen. Der Kern selber ist von feinen netzförmig angeordneten Granula erfüllt. Das umgebende Plasma ist ebenfalls granuliert, doch sind die Körnchen hier weit gröber. Sehr häufig sind sie unregelmäßig verteilt und verleihen so dem Cytoplasma eine wabige Struktur.

Wenden wir uns nun zur Diskussion der Chromosomenbefunde. Wir haben oben festgestellt, daß in den Ovogonienmitosen des potentiellen Ovars 22 Chromosomen zu zählen sind. Beim Versuch, dieselben zu individualisieren, finden wir die genaue Übereinstimmung mit den Vermehrungsteilungen in den Spermatogonien. Ganz mühelos sind zwölf Schleifen und zehn Stäbchen zu unterscheiden. Innerhalb der Schleifen finden wir wieder die auch für die Spermatogonienmitosen typischen Größenunterschiede. Und genau das gleiche finden wir auch bei den zehn Stäbchen. Mit den uns zur Verfügung stehenden optischen Hilfsmitteln ist kein Unterschied zwischen den Chromosomengarnituren der

Spermatogonien und der Ovogonien wahrzunehmen. Die Übereinstimmung kann kaum verwundern; es wäre viel seltsamer, wenn große, wahrnehmbare Unterschiede in der Chromosomengarnitur des Hodens und des potentiellen Ovars bestünden.

Noch andere Stadien in der Ovogenese des potentiellen Ovars können zu interessanten Erröterungen Anlaß geben. Vergleichen wir die Abbildungen Taf. IX, 16 mit Taf. X, 50 und 51, so sehen wir auch hier eine Übereinstimmung, wie sie ja nicht anders zu erwarten war. Auch im Bukett des potentiellen Ovars erreichen nur sechs Doppelfäden die Kernmembran. Während wir bei der Spermatogenese nur durch eine schematische Darstellung erläutern konnten, wie sich die einzelnen die Membran erreichenden Fäden zusammensetzen, sehen wir hier nun deutlich, wie sich die Fäden vereinigen. In der Abb. 50, Taf. X haben wir die konjugierenden Chromosomen vor uns, das eigentliche Bukettstadium ist noch nicht erreicht. Drei der bei hoher Einstellung sichtbaren Fadenpaare haben schon ein größeres oder kleineres Stück weit, von der Kernmembran aus gerechnet, konjugiert, während bei allen sechs Paaren, die bei tiefer Einstellung deutlich werden, diese Konjugation schon erfolgt ist. Der basale Knäuel hat seine maximale Dichtigkeit noch nicht erreicht, doch ist in dem Gewirr ein Verfolgen eines einzelnen Fadens durch alle Windungen hindurch unmöglich. In der nächsten Abbildung (51) haben wir ein spätes Bukettstadium vor uns, wo alle Chromosomen völlig konjugiert haben. Es erweckt sogar den Eindruck, als ob hier bereits der Beginn des Diplotänstadiums erreicht wäre. Mit Sicherheit sind nur sechs Schleifen zu erkennen. Eine Spaltbildung dem Faden entlang ist nie zu beobachten gewesen. Wir finden demnach bestätigt, daß bei *Bufo viridis* sechs Sammelchromosomen gebildet werden.

Haben die Ovocyten ein gewisses Alter erreicht, so fallen sie der Degeneration anheim. In den Präparaten, welche nach der in der Einleitung angegebenen Methode hergestellt wurden, zeigen sich mehrere Übergangsstadien vom normalen Ei zu einer Degenerationsstufe, die auch bei Eisenhämatoxylinfärbung orangegelb gefärbt bleibt. Zunächst wird die Granulierung des Plasmas immer gröber, und die Farbe wird begieriger aufgenommen. Schließlich verschwindet der Kern, das Cytoplasma dehnt sich allmählich auch über den vorher vom Kern eingenommenen Platz aus. Es folgt ein Stadium, in dem auch bei sonst durchaus genügender Differenzierung keine Details mehr wahrgenommen werden können. Daran schließt sich die wahrscheinlich die Degeneration abschließende Phase an: die Ovocyten nehmen eine orangegelbe, dann orangerote und schließlich dunkelbraune Färbung an. Von nun an nehmen sie an Größe rasch ab und bald sind sie gänzlich verschwunden. Ohne Zweifel gehen die Abbauprodukte ins Blut über, und es erscheint begreiflich, daß man hier nach Hormonen gesucht hat. Verschiedene

Autoren haben eingehender die Degenerationserscheinungen untersucht, als es mir möglich war. So beobachtete Ognew (1908) Ovocyten mit zwei oder mehr Kernen und betrachtet das als eine Degenerationserscheinung. Auch das Auftreten des Hohlraumes im potentiellen Ovar, der sich nur beim adulten Tier findet, bringt Ognew mit der Degeneration in Zusammenhang. Die Degenerationsprozesse verlaufen nach diesem Autor bseonders im Winter. Dabei sollen oft einzelne oder mehrere Eier in ein anderes eindringen.

Auch Knappe (1886) hat eingehende Angaben über den Verlauf der Degeneration gemacht. Danach kann sie sich auf vier verschiedene Arten vollziehen, nämlich durch Einwanderung von Granulosazellen oder durch Pigmentbildung oder durch Gefäßwucherung in Verbindung mit der Einwanderung von Granulosazellen oder endlich durch Gefäßwucherung in Verbindung mit Pigmentbildung.

Harms (1921) beobachtete, daß die Aufsaugung der degenerierten Eier des potentiellen Ovars bis Ende Juni beendet sei. Dann beginne die Neubildung von Eiern aus dem Keimepithel heraus. Diese letztere Angabe wird auch durch meine Beobachtungen bestätigt; hingegen zeigen meine Befunde, daß die Degeneration und „Aufsaugung" nicht bis Ende Juni beendet ist, sondern sich bis in den August, in einzelnen Fällen bis Ende September erstreckt. Caroli (1925a) weist Lipoide in den potentiellen Ovarien von *Bufo viridis* und *B. vulgaris* nach, und zwar nur zur Zeit der Degeneration. Er sagt in der Zusammenfassung l. c., S. 281: „3. — Nell'organo di Bidder di animali sessualmente maturi si trovano lipoidi solo nel periodo di regressione dell'organo (per degenerazione degli ovuli), mentre mancano nel periodo di rigenerazione." Nach seinen Ausführungen wären die oben von mir geschilderten gelben Zellen als in lipoider Degeneration begriffen anzusehen.

King (1908b) beobachtet die Degeneration der Ovocyten im potentiellen Ovar bei *Bufo lentiginosus*. Dabei dringen Blutkapillaren in die Eizelle ein und das Blut resorbiert sehr rasch die Eizelle. Dieser Vorgang soll nur bei adulten oder zweijährigen Kröten realisiert werden. Bei jüngeren Tieren verlaufe sie wie die Degeneration des gewöhnlichen Eies.

c) Ovogenese im funktionellen Ovar des Weibchens.

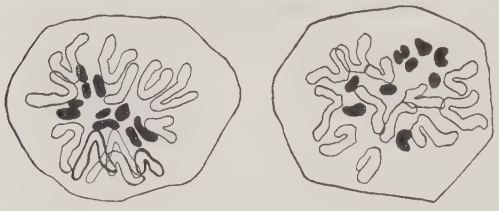
Schon in frühen Jugendstadien läßt sich das Ovar eindeutig vom Hoden unterscheiden. Das Material, welches mir zu dieser Untersuchung vorlag, bestand aus Weibchen, etwa 1 Woche vor der Metamorphose stehend, und solchen, die die Metamorphose eben beendigt hatten. In beiden Stadien ist die Differenzierung der Geschlechter vollendet. Zunächst fällt auf, daß die Gonien des jungen Ovars cytologisch von denen des gleichaltrigen Hodens nicht zu unterscheiden sind. Aber die Beobachtung des ganzen Schnittes läßt ohne weiteres erkennen, welche der

beiden Keimdrüsensorten wir vor uns haben. Witschi (1914) hat nachgewiesen, daß bei *Rana temporaria* auf ein indifferentes Stadium der Keimdrüse schon auf einem frühen Larvenstadium die Differenzierung in Hoden und Ovar folgt. Die beiden Keimdrüsen unterscheiden sich zuerst morphologisch dadurch, daß das Ovar ein peripheres Keimepithel und einen zentralen Hohlraum aufweist (sekundäre Genitalhöhle), während im Hoden das Keimepithel aufgelöst wird und im Zentrum der Drüse die Anlagen der Samenkanälchen sich bilden. Die gleichen Verhältnisse wies auch Beccari (1925a) für *Bufo viridis* nach. Den stufenweisen Übergang aus dem indifferenten Zustande in die ausdifferenzierte Keimdrüse habe ich nicht verfolgt, da das außerhalb der hier bearbeiteten Aufgabe lag.

Ob die Tiere ein paar Tage vor der Metamorphose oder unmittelbar nach deren Abschluß fixiert wurden, spielt keine bedeutende Rolle für das cytologische Ausschen ihrer Ovarien.

Die Archiovogonien zeichnen sich auch wieder durch die viellappige Form der Zellkerne aus, ganz wie wir es schon in den Archispermatogonien und in den Archiovogonien des männlichen potentiellen Ovars beobachtet haben. Auch hier werden die Vermehrungsteilungen von Cystenbildung gefolgt. Weiterhin sind dann die Reifungsvorgänge zu beobachten, wie wir sie für das männliche potentielle Ovar schon kennen lernten. Unsere Abb. 55, Taf. XI zeigt eine primäre Ovogonie mit viellappigem Kern. In jedem Lappen liegt ein Nucleolus. Die chromatische Masse sammelt sich später in einem dünnen, vielfach gewundenen Faden (Taf. XI, Abb. 56), der sich allmählich verdickt (Taf. XI, Abb. 57) und wahrscheinlich schon jetzt in mehrere Portionen zerfällt. In dem Gewirre läßt es sich leider nicht mit Sicherheit entscheiden, ob wirklich Unterbrüche im dicken Faden vorhanden sind. Doch habe ich die Überzeugung gewonnen, daß in diesem Stadium die Chromatinmasse bereits in einzelne Teile zerfallen ist und nicht mehr *ein* zusammenhängendes Band bildet. Sicher aber ist, daß etwas später, wenn der Faden seine maximale Verdickung erreicht hat, sich die einzelnen Chromosomen deutlich voneinander absetzen. Ihre genaue Zahl sicher festzustellen, will in dem Wirrwarr nicht gelingen, doch ist es sehr wahrscheinlich, daß wir hier (Taf. XI, Abb. 58) die diploide Chromosomenzahl vor uns haben. Die Chromosomen ordnen sich nun sehr rasch in der Äquatorialplatte an und wir sehen die Spindelfasern in voller Deutlichkeit ausgebildet (Taf. XI, Abb. 59). Die Äquatorialplatte läßt in so frühen Vermehrungsteilungen verhältnismäßig mit geringer Mühe alle uns von früher bekannten Chromosomenindividuen erkennen. In Abb. 60, Taf. XI, der Abbildung einer ersten Vermehrungsteilung, unterscheiden wir ohne Schwierigkeit zwölf Schleifen und zehn Stäbchen. Beide Sorten lassen sich wieder paarweise einteilen, so daß wir sechs Paar Schleifen und

fünf Paar Stäbchen erhalten. In einer späteren Vermehrungsteilung, zur Zeit, wo die Cystenbildung schon begonnen hat, sind genau dieselben Verhältnisse anzutreffen. Wohl sind hier die einzelnen Elemente kleiner (Abb. 9 und Taf. XI, Abb. 63), doch sind die bekannten individuellen Formen wieder vertreten. Es kann kein Zweifel bestehen, daß die diploide Chromosomengarnitur sowohl im Hoden wie im Ovar der Wechselkröte für unser selbst mit den besten und modernsten optischen Hilfsmitteln ausgerüstetes Auge identisch ist. Die Zahl der Chromosomen ist stets 22. Abb. 61, Taf. XI zeigt eine Anaphase der Vermehrungsteilung und in Abb. 62, Taf. XI haben sich die Tochterzellen mit ihren Ruhekernen gebildet. Abb. 64, Taf. XI zeigt eine Telophase in der Cyste. In Abb. 70, Taf. XI haben wir eine späte Telophase einer Vermehrungsteilung vor uns, und zwar hat sich die Membran zwischen den beiden Tochterzellen schon gebildet. Die zwischen den auseinandergehenden Partnern ausgespannten Fäden, wie sie in ihrer ursprünglich parallelen Anordnung noch in Abb. 64, Taf. XI erkennbar sind, scheinen durch die Zellwand von außen nach innen zusammengedrängt worden zu sein, so daß wir die Erscheinung eines Fadendoppelkegels vor Augen haben.



a b

Abb. 9. Vermehrungsteilung. Äquatorialplatten aus dem funktionellen Ovar des Weibchens von *Bufo viridis* LAUR. Vergr. 2000.

Zwischen der letzten Vermehrungsteilung und den frühen Reifestadien setzt ohne Zweifel eine Periode des Wachstums ein. Denn alle Zellen mit den verschiedensten (mit Ausnahme der ganz späten) Reifestadien und aus verschiedenen Tieren stammend, zeigen eine ungefähr gleiche Größe. Man vergleiche die Abb. 65—69 mit Abb. 70, Taf. XI, so wird der gewaltige Unterschied ohne weiteres klar. Die Abb. 71 und 72 Taf. XI dürften derartige Wachstumsstadien darstellen.

Die Zahl der Vermehrungsteilungen kann auch im Ovar nicht festgestellt werden. Nach der letzten Vermehrungsteilung sammelt sich das im Ruhekern in Netzform ausgebreitete Chromatin in einem langen, den Kern vielfach durchziehenden Faden. Da und dort sind knotige Anschwellungen des Fadens zu bemerken; auch ist der Nucleolus noch deutlich ausgebildet. Vielfach scheint der Faden von diesem auszugehen. Dieser Faden kontrahiert sich und wird dicker und bald zerfällt er in einzelne Teile. Jetzt sind, im Gegensatz zu den die Vermehrungsteilung vorbereitenden Stadien, die einzelnen Portionen nicht so kurz und dick, auch liegen sie nicht anscheinend kunterbunt durcheinander. Vielmehr läßt sich erkennen, daß wir nun ein Übergangsstadium zum Bukett vor

uns haben (Taf. XI, Abb. 66). Zahlreiche, häufig nicht mit Sicherheit zählbare Schleifen erfüllen den Kern; alle Schleifen öffnen sich nach *einer* Kernseite, nach einem Pol. In günstigen Fällen können wir insgesamt zwölf die Kernmembran erreichende Fäden erkennen, die in den meisten Fällen an der Spitze schon paarweise verklebt sind. An der entgegengesetzten Seite können genaue Details nicht erkannt werden (Taf. XI, Abb. 67). Sehr häufig erblicken wir im Präparat Sternfiguren, wie uns eine z. B. aus Abb. 68, Taf. XI entgegentritt. In der Mitte des Zellkerns ist eine dichte, schwarze Masse, die aber doch deutlich als aus einzelnen Fäden, welche sich in allen Richtungen durchflechten, zusammengesetzt erscheint. Von dieser zentralen Masse aus gehen strahlenförmig in allen Richtungen Fäden ab und berühren die Kernmembran. In sehr vielen Fällen können wir genau zwölf solcher Strahlen zählen. Es handelt sich um das gleiche Stadium wie in Abb. 67, Taf. XI, nur daß wir es hier in polarer Ansicht betrachten. Die einzelnen Strahlen sind mit den Chromosomenfäden identisch und die dunkle Zentralmasse ist die polare Ansammlung und Durchkreuzung der Fäden. Einen Schritt weiter führt uns die Abb. 69, Taf. XI. Hier tritt uns das typische Bukettstadium entgegen, wie wir es aus der Spermatogenese und aus dem potentiellen Ovar des Männchens schon kennen. Jetzt sind nur noch nahe dem Pol, nach welchem sich offenbar alle Schleifen orientieren, Lücken zwischen den Schleifen erkennbar. Die entgegengesetzte Seite hat sich so sehr verdichtet, daß man hier auch nicht die geringsten Einzelheiten mehr wahrnehmen kann. Wir haben im Ovar besonders schön Gelegenheit, zu verfolgen, wie sich das Bukett bildet und zu sehen, daß die Konjugation der Chromosomen schon vor der eigentlichen Bukettbildung eingetreten ist. In Abb. 66, Taf. XI sind mehr als sechs Schleifen zu zählen; leider ließ sich nirgends eine entsprechende Zelle finden, in der mit Sicherheit zwölf Schleifen gezählt und ohne erhebliche Schwierigkeiten abgebildet werden konnten. Jedoch schon in Abb. 67, Taf. XI haben wir nur mehr sechs Schleifen, denn zwölf Enden erreichen die Kernmembran. Die Konjugation muß hier schon vollzogen sein. Wir erinnern hier an das weiter oben bezüglich der Spermatogenese Gesagte (Taf. IX, Abb. 16).

Es bildet sich ein Ruhekern mit zahlreichen Nucleolen und mit den sogenannten Lampenputzerchromosomen. Gleichzeitig nimmt auch die Plasmamasse an Volumen mächtig zu. Eier von der Größe, wie ich sie in Abb. 76, Taf. XI darstelle, sind jedoch zur Zeit der Metamorphose äußerst selten. Wohl haben wir einen großen Kern mit zwei Nucleolen vor uns; auch können die davon ausgehenden, in ihren Formen unbestimmbaren Fortsätze als Bürstenchromosomen angesehen werden. Doch ein Vergleich mit der Abb. 54, Taf. X, einem stark vergrößerten Ausschnitt aus einer typischen Ovocyte des männlichen potentiellen

Ovars, läßt die Unterschiede deutlich erkennen. Die „Keimflecke" der Abb. 76, Taf. XI dürfen wohl als Nucleolen angesehen werden; dann können die zahlreichen „Keimflecke", wie sie in den Ovocyten des potentiellen Ovars anzutreffen sind, durch Teilung und Zersplitterung aus den Nucleolen hervorgegangen sein. Aimé (1908) hat Teilungsvorgänge an den Nucleolen beschrieben; leider konnte ich in keinem der untersuchten Organe ähnliche Verhältnisse beobachten.

Die Abb. 71—75, Taf. XI wurden gezeichnet, um die „Amitose" zu zeigen, wie sie von verschiedenen Autoren geschildert wurde. Ich muß offen gestehen, daß mir die „Amitose" bis heute noch unbekannt geblieben ist, und daß ich nie auch nur „wahrscheinliche Amitosen" gesehen habe. Direkte Kernteilung, Karyomerie, wie sie von den Autoren beschrieben wurde, scheint mir bei den Bufonen zu fehlen. Der in der Spermiogenese gemeldete Fall von Karyomerie darf mit der „Amitose" der Autoren nicht verwechselt werden.

Abb. 71 stellt einen runden Ruhekern dar, wie er nach Abschluß der Vermehrungsteilungen in den Ovocyten häufig genug anzutreffen ist. Während des nachfolgenden Wachstums wird auch der Kern wieder polymorph; zunächst erscheint er, wie in Abb. 72, nur zweilappig, doch wird die Vielappigkeit bald wieder erreicht. Abb. 73 bringt eine Ovogonie (vor der letzten Vermehrungsteilung) mit mindestens achtlappigem Kern zur Darstellung. Diese Abbildung wurde hier nur eingefügt, um die mögliche Vielgestaltigkeit der Kerne zu zeigen. Abb. 74 ist die Abbildung einer Zelle im Wachstumsstadium mit etwa vierlappigem Kern. Bei hoher Einstellung ist der Kern als *eine* Einheit zu erkennen, dagegen erscheint er bei tiefer Einstellung (Abb. 75) als aus mindestens drei selbständigen Stücken bestehend. Diese Erscheinung ist aus der starken Lappenbildung des Kernes leicht erklärlich; es ist nicht wohl anzunehmen, daß die Lappen nur in einer Richtung, und zwar immer parallel zur Schnittrichtung, verlaufen; sie müssen vielmehr dreidimensionale Gebilde sein. Je nach der Höhe, durch die der Schnitt geht, bekommen wir Zellen mit „mehreren" Kernen, also Zellen, die „deutlich in Amitose" begriffen sind.

Wenn Knappe (1886) die Kerneinschnürungen als Beginn der Amitose betrachtete, so wissen wir heute, daß es sich dabei sehr wahrscheinlich um die polymorphe Lappenbildung des Ruhekernes gehandelt haben wird. Viel befremdlicher wirkt dagegen die Mitteilung Walthers (1926), daß das potentielle Ovar der Larven nur während 5 Tagen Mitosen aufweise, um sich nachher durch Amitosen weiter zu vergrößern. *Während der Metamorphose seien dann wieder die Mitosen häufiger, bzw. die Amitosen seltener.* Auch die von Beccari (1925a) abgebildete Protogonie mit fragmentiertem Kern scheint mir keine wahre Amitose zu sein; ich führe sie vielmehr auf Verhältnisse zurück, die mit denen unserer

Abb. 74/75 übereinstimmen. Immerhin ist sich Beccari der Anomalie bewußt und hält sie nicht, wie frühere Autoren, für den Beginn der Degeneration.

Es bleibt noch zu betonen, daß Kernformen, wie die in den Abb. 71 bis 75 dargestellten, sowohl im Ovar als auch im Hoden und in den potentiellen Ovarien beider Geschlechter beobachtet werden können. Zahlreiche und häufig über mehrere Schnitte verfolgte Beobachtungen anscheinender Karyomeriten hat mir immer wieder gezeigt, daß es sich nur um abgeschnittene Kernlappen handle und mir die Überzeugung beigebracht, daß *die Amitose bei den Bufonen nicht vorkommt.*

d) Ovogenese im potentiellen Ovar des Weibchens.

Meine cytologischen Befunde ergeben, daß das über das männliche potentielle Ovar Ausgesagte in genau gleicher Weise auch für das weibliche potentielle Ovar gilt. Auch die Bilder der verschiedenen Stadien sind einander zum Verwechseln ähnlich, und ich würde nie wagen, nur nach einem potentiellen Ovar das Geschlecht des ehemaligen Trägers zu nennen, wenn nicht noch die normalen Keimdrüsen zu beobachten sind.

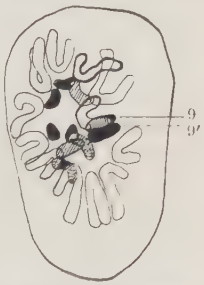


Abb. 10. Vermehrungsteilung. Äquatorialplatte aus dem weiblichen potentiellen Ovar von *Bufo viridis* Laur. Vergr. 2000. (Das Chromosomenpaar 9. Größe wurde durch Bezeichnung kenntlich gemacht.)

Die Abbildungen unserer Taf. XII bedürfen keiner weiteren Erklärungen mehr, nachdem wir die ganz entsprechenden Stadien aus dem männlichen potentiellen Ovar eingehend besprochen haben. Wir heben nur hervor, daß in der Polansicht die Platte, welche in Abb. 83 wiedergegeben ist, die beste Gelegenheit zur einwandfreien Auszählung bietet. Wieder sind 22 Chromosomen in zwölf Schleifen und zehn Stäbchen einzuteilen, eine Einteilung, die auch in der Telophase (Abb. 84) wiederholt werden kann. Leider gelang es mir gerade in diesem Organ nicht, so zahlreiche einwandfreie Vermehrungsplatten zu finden wie in den anderen Gonaden. Von 33 weiblichen potentiellen Ovarien erhielt ich nur die beiden auf Taf. XII wiedergegebenen horizontal liegenden Platten. Zusammen mit etwa einem Dutzend schräg stehender, sowie zahlreichen über zwei oder drei Schnitte verteilten Platten haben sie mich überzeugt, daß die Zahl 22 allen Zellen zukommt. Textabb. 10 gibt eine der schräg stehenden Platten wieder.

Wir möchten hier nun noch speziell auf die Abb. 86, Taf. XII aufmerksam machen. Der pachytäne Faden durchzieht in der bekannten Weise den Kern in zahlreichen, wie es scheint, in sich zurückkehrenden Windungen. Diese erwecken zum Teil den Eindruck, von einem der Kernmembran anliegenden dreieckigen Gebilde auszugehen. Dieselbe Erscheinung konnte auch in den drei anderen, vorstehend geschilderten Organen beobachtet werden. Swingle (1917)

beschrieb den gleichen dreieckigen Körper von *Rana pipiens* und zwar von einem Tiere mit ausgesprochen hermaphroditischen Tendenzen. Da in den Reifeteilungen manchmal ein hantelförmiges Chromosom auftrat, setzte es SWINGLE mit dem Geschlechtschromosom in Verbindung. Mir erscheint jedoch dieses dreieckige Gebilde nichts anderes zu sein, als der Nucleolus oder besser gesagt, als *ein* Nucleolus. Im Bukett kann er in keinem Falle nachgewiesen werden. Mit dem Heterosom hat er bei *Bufo viridis* sicher nichts zu tun, da ja, wie wir bereits mehrmals zu betonen Gelegenheit hatten, in keinem Organ sich ein Chromosom durch auffälliges Verhalten ausgezeichnet hat. Da angenommen werden muß, daß das Männchen digametisch ist, dürfen wir, ohne die Reifeteilungen im Ovar und in den beiden potentiellen Ovarien zu kennen, vermuten, daß sich auch in diesen Stadien kein Heterosom zeigen werde. Selbstverständlich werden Untersuchungen auch hierüber Aufklärung bringen müssen und wir dürfen uns nicht nur mit Annahmen und Schlußfolgerungen begnügen; doch erscheint es nach allem, was wir bisher über die Geschlechtsbestimmung bei Amphibien wissen, als unwahrscheinlich, daß in der weiblichen Gonade besonders ausgezeichnete Geschlechtschromosomen auftreten. Darum ist auch anzunehmen, daß der von mir als Nucleolus angesprochene Körper mit dem Geschlechtschromosom nichts zu tun hat. Für diese Ansicht spricht auch die Tatsache, daß die geschilderte Bildung in allen vier Organen gleich selten anzutreffen war. Auf Hunderte von Zellen des gleichen Stadiums ist jeweilen nur eine mit dem Dreieck zu finden. SWINGLE hat selber seine oben dargelegte Ansicht, wie mir Herr Prof. Dr. E. WITSCHI mitteilte, widerrufen. Wie er das „Dreieck" jedoch jetzt deutet, entzieht sich meiner Kenntnis.

2. Kapitel. Die cytologischen Verhältnisse bei Bufo calamita Laur.

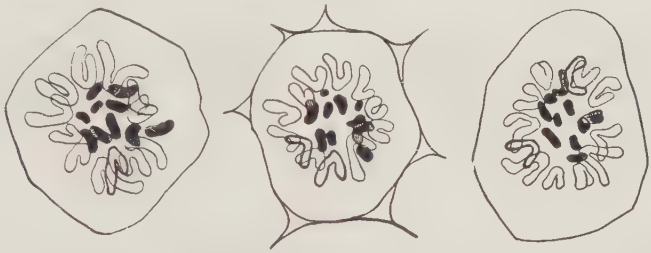
a) Spermatogenese.

Die cytologischen Vorgänge spielen sich bei *Bufo calamita* LAUR. in jeder Beziehung gleich ab wie bei *B. viridis*. Im ersten Kapitel haben wir jedem einzelnen Organ und den sich darin vollziehenden Keimzellentwicklungsvorgängen eingehende Schilderungen zuteil werden lassen. Ebenso eingehend haben wir die aufeinanderfolgenden Stadien abgebildet, um ein möglichst lückenloses Bild der Keimzellentstehung zu bekommen. Da bei *Bufo calamita* für jedes einzelne Stadium dieselben Bilder typisch sind, wie wir sie bereits bei der verwandten *B. viridis* kennen lernten, so glaube ich, von einer bildlichen Wiedergabe derselben absehen und mich in der Beschreibung kurz fassen zu dürfen. Einzig die Stadien, die für die Konstatierung der Chromosomenzahl wichtig sind, wie Äquatorialplatten der Vermehrungs- und Reifeteilungen, sollen als Dokumente reproduziert werden.

Wenn wir indessen eben sagten, daß die cytologischen Vorgänge und Stadien bei beiden Arten dieselben seien, so müssen wir doch sofort eine kleine Einschränkung machen.

Die Ruhekerne der primären Spermatogonien sind ebenso viellappig gestaltet wie bei *B. viridis*. Jeder Lappen weist einen Nucleolus auf. Nach den ersten Vermehrungsteilungen bei beginnender Cystenbildung (d. h. in der jungen Cyste) aber treffen wir in überwiegender Zahl fast kreisrunde Ruhekerne mit mehreren Nucleolen an. Daneben finden wir

immer noch zahlreiche polymorphe Kerne. Die Vermehrungsteilungen verlaufen völlig normal, bezogen auf *B. viridis*. An den Spindelpolen sind manchmal die Centriolen sichtbar, ebenso die Polstrahlung ins Plasma. Beim Auseinanderweichen der Tochterplatten ist wiederum kein regelmäßiges Vorauseilen oder Nachhinken einzelner Chromosomen zu beobachten. Wie ich bereits 1927 (b und c) mitteilen konnte, ist die Chromosomenzahl in der Vermehrungsteilung wiederum 22. Diese Elemente können ebenfalls in zwölf Schleifen und zehn Stäbchen eingeteilt werden (Taf. XIII, Abb. 90 und Textabb. 11). Auffallende Unterschiede sind nicht vorhanden, weder gegenüber der Chromosomengarnitur von *B. viridis*, noch der in den Platten selbst. Unter dem Mikroskop gelingt die paarweise Seriierung noch leichter als in der Zeichnung, da senkrecht zur Blickrichtung stehende und darum in der Abbildung viel zu klein erscheinende Stäbchen mit der Mikrometerschraube sozusagen in der ganzen Länge abgetastet werden können.



a b c

Abb. 11. Vermehrungsteilung. Äquatorialplatten aus dem Hoden von *Bufo calamita* Laur. Vergr. 2000.

Die Proreduktionsstadien der beiden Arten gleichen sich so sehr, daß am histologischen Bild die Spezies nicht erkannt werden könnte. Das bei *B. viridis* relativ seltene Prochromosomenstadium (Taf. IX, Abb. 11) ist bei der Kreuzkröte sehr häufig, ja in einzelnen Follikeln überhaupt das einzige Stadium. Auf alle Fälle wird hier bestätigt, daß es in die schon in der Taf. IX angenommene Reihenfolge gehört und nicht etwa zwischen Diakinese und Reifeteilung. Die nun folgenden Stadien sind wiederum denen der Wechselkröte so genau gleich, daß es eigentlich keines weiteren Wortes der Schilderung mehr bedarf. — Besonders deutlich ist das Bukett, und zwar stets so ausgebildet, daß meine oben ausgesprochene Deutung sich für mich zur Gewißheit verstärkt. Der Übergang aus der Diakinese in die Äquatorialplatte scheint hier etwas langsamer vor sich zu gehen als bei der Wechselkröte. Viel häufiger sind deshalb Ringbildungen und Hantelformen anzutreffen, als bei der vorigen Art. Die Teilungsspindeln lassen wiederum mit wünschbarer Deutlichkeit erkennen, daß vorauseilende oder nachkommende Chromosomen sich bloß durch Zufall abnorm verhalten. Auch bei *B. calamita* kann

Abb. 12. Metaphasen der ersten Reifeteilung von *Bufo calamita* LAUR. Vergr. etwa 1800.

kein ausgezeichnetes Geschlechtschromosom erkannt werden. In den Anfangsstadien der Ruhekernbildung zwischen den beiden Reifeteilungen sind wiederum die elf Elemente mit den typischen Größenunterschieden zu erkennen, wie sie für die Haploplatten der ersten Reifeteilung (Abb. 12) gelten. In der zweiten Reifeteilung sind keine abweichenden Bilder zu finden. Auch die eigentliche Spermiogenese verhält sich in der Weise, wie wir sie für *B. viridis* schilderten. Die Präspermatiden dehnen sich in der Längsrichtung allmählich aus, ohne je die Chromatinmasse in anderer als Gitterform zu zeigen. Eine Kontrolle der Chromosomenzahl kann deshalb in der Spermiogenese nicht mehr vorgenommen werden. Die Plasmaansammlung am Hinterende des auswachsenden Spermiums erscheint auch bei der Kreuzkröte wieder. Wie die Formenveränderung der Präspermatiden bei *B. calamita* mit der bei *B. viridis* übereinstimmt, so gleichen sich auch die fertigen Spermien. Die Formen sind zum Verwechseln ähnlich; wie wir bereits bei *B. viridis* beobachten konnten, findet sich am Hinterende des Spermatozoenkopfes eine dichtere, dreieckige Masse, von der aus der Schwanzfaden auszugehen scheint. Auch hier konnte ich nie mehr als *einen* Schwanzfaden pro Spermium finden.

b) Ovogenese im männlichen potentiellen Ovar.

Die Archiovogonie im männlichen potentiellen Ovar zeigt keine Unterschiede gegen die im gleichen Organ bei *B. viridis*. Die Chromatinmasse sammelt sich bei der Teilung in einem dünnen Faden, wobei der Nucleolus oder die Nucleoli noch längere Zeit erkennbar bleiben. Gleichzeitig nimmt der zuerst polymorphe Kern eine fast kreisrunde Form an. Die Kernmembran verschwindet in dem Stadium, in dem der allmählich dicker gewordene Faden in einzelne Teile zerfällt. Es bildet sich nun die Äquatorialplatte, in der die Chromosomen erkennbar sind (Abb. 13 und Taf. XIII, Abb. 91). Wiederum sind mühelos zwölf Schleifen und zehn Stäbchen zu unterscheiden. Die einzelnen Chromosomen lassen sich paarweise ordnen, die Form der Chromosomen ist immer dieselbe, sei es im Hoden oder im potentiellen Ovar des Männchens. Wir werden sogleich sehen, daß dieser Satz auch für die Chromosomen des funktionellen und des potentiellen Ovars des Weibchens gilt. In Abb. 92, Taf. XIII sehen wir einen Teil einer Äquatorialplatte, die schräg zur Schnittrichtung liegt. Sie ist bereits in die Anaphase übergegangen. Noch sind die Partner nahe beisammen, doch läßt sich erkennen, daß je ein Element von jedem Paar zu jedem der beiden Pole gehen wird. Es zeigte sich weder hier noch in Anaphasen, welche senkrecht zur

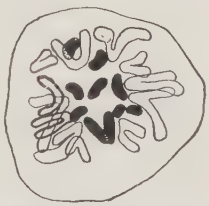


Abb. 13. Vermehrungsteilung. Äquatorialplatte aus dem männlichen potentiellen Ovar von *Bufo calamita* LAUR. Vergr. 2000.

Schnittrichtung standen, etwas Auffälliges, das auf die Anwesenheit eines Heterosoms hätte schließen lassen. Auch die übrigen Vorgänge, wie sie sich bis zur Eizelle mit großem Keimbläschen und mächtigem Plasmahof und bis zur Degeneration abspielen, stimmen mit den von *B. viridis* gemeldeten vollständig überein. Der Ablauf der Reifung bietet nichts Neues. Auf das Bukettstadium folgen die späteren Stadien mit Zellen, deren Kerne zahlreiche Bürstenchromosomen enthalten und die von immer rasch wachsenden Plasmahöfen umgeben sind.

c) Ovogenese im funktionellen Ovar des Weibchens.

Leider waren die jungen Krötchen, die mir Aufschluß über die cytologischen Vorgänge bei den Weibchen geben sollten, schon seit mehreren Wochen metamorphosiert; sie hatten die für chromosomale Untersuchungen günstigste Zeit hinter sich. Das Ovar wies fast ausschließlich Zellen mit Ruhekernen auf. Immerhin waren da und dort noch aktive Zellen vorhanden, an denen sich mit genügender Sicherheit erkennen ließ, daß auch in diesem Organ kein Unterschied besteht gegenüber der Wechselkröte. Es konnten alle Stadien, wie dort, beobachtet werden, nur ungleich viel seltener, während andererseits Eizellen, wie eine in Abb. 76, Taf. XI abgebildet ist, sehr häufig waren. Es gelang nach geduldigem Suchen eine einwandfreie Äquatorialplatte zu finden, die mit Gewißheit 22 Chromosomen zu zählen gestattete. Die Seriierung ist die gleiche: zwölf Schleifen, zehn Stäbchen (Taf. XIII, Abb. 93). Platten mit mehr als 22 Chromosomen sind mir keine zu Gesicht gekommen und ich darf ruhig behaupten, daß keine solche in meinem Material vorhanden war, da ich sie sonst sicher gefunden hätte. Abb. 93a, Taf. XIII gibt eine Platte wieder, die einwandfrei erkennen läßt, daß auch beim Weibchen die chromosomale Ausrüstung die gleiche ist wie beim Männchen. Die Zeichnung 93b will nur die etwas schwer zu durchschauenden Verhältnisse leichter verständlich machen, besonders da, wo in 93a gewisse Zweifel über die Abgrenzung der einzelnen Elemente bestehen bleiben könnten. Mit Hilfe der Mikrometerschraube war es aber möglich, die dargestellten Beziehungen herauszuschälen und mit Sicherheit zu erkennen.

d) Ovogenese im potentiellen Ovar des Weibchens.

Was ich über den Entwicklungszustand der normalen weiblichen Gonade gesagt habe, gilt auch für das potentielle Ovar. Nur ist hier der Unterschied gegenüber dem Zustand der Drüse zur Zeit der Metamorphose wenn möglich noch augenfälliger. Das Keimepithel, welches peripher gelegen ist, kann kaum wahrgenommen werden; es besteht aus sehr kleinen flachen Zellen. Die im Innern des Organs befindlichen Eizellen sind schon sehr groß, entsprechen etwa der in Abb. 88, Taf. XII abgebildeten Entwicklungsstufe. Doch auch hier sind etwa einzelne

Bezirke des Keimepithels noch nicht so weit entwickelt; besonders der der Niere zugewendete Teil des potentiellen Ovars zeigt manchmal noch verschiedene Entwicklungsstadien. Es läßt sich erkennen, daß der Ruhekern polymorph ist; auch die der Vermehrungsteilung vorausgehenden Stadien entsprechen ganz den für *B. viridis* beschriebenen und abgebildeten. In der Äquatorialebene lassen sich 22 Chromosomen zählen, die in zwölf Schleifen und zehn Stäbchen einzuteilen sind. Abb. 94, Taf. XIII gibt eine derartige Platte aus später Anaphase wieder. Im nächsten Schnitt fand sich die in Abb. 95, Taf. XIII abgebildete Platte; aus ihrer Lagebeziehung zu den benachbarten Zellen erhellt, daß es sich um eine Schwesterplatte zur vorigen handelt. In der Tat lassen sich beim Vergleich der beiden Bilder unschwer die einzelnen Partner in der unteren und oberen Platte herausfinden. Das Wichtigste aber ist ohne Zweifel, daß *in beiden Platten*, die unbedingt von einer einzigen, gemeinsamen Mutterzelle abstammen, *22 Chromosomen unterschieden* werden können.

Die weiteren Prozesse, die sich nach der Vermehrungsteilung noch im Ei abspielen, sind wiederum dieselben, wie wir sie bereits für das potentielle Ovar von Männchen und Weibchen der Wechselkröte und vom Männchen der Kreuzkröte kennen lernten.

3. Kapitel. Die cytologischen Verhältnisse bei Bufo vulgaris Laur.

a) Spermatogenese.

Auch von dieser Spezies kann nur das von den beiden anderen Arten Gesagte wiederholt werden. Die einzelnen Stadien in der Spermatogenese gleichen denen von *B. viridis* so vollkommen, daß sie miteinander verwechselt werden könnten. Artunterschiede sind nicht feststellbar.

Für *Bufo vulgaris* besteht vollkommene Übereinstimmung in bezug auf den zeitlichen Ablauf der Keimzellentstehung, nur daß bei meinem Material die Hodenregeneration beim Adulten etwas früher einsetzt als bei den verwandten Arten, infolge der früheren Brunstperiode (vgl. Einleitung). Vom Beginn der Cystenbildung an stimmen meine Erdkröten auch in bezug auf das Kalenderdatum mit den Berliner Kröten für die einzelnen Phasen überein. Alle für *B. viridis* geschilderten Stadien sind bei *B. vulgaris* wieder anzutreffen. Wie bei der Beschreibung der cytologischen Vorgänge bei *B. calamita* beschränke ich mich auch hier auf die Wiedergabe solcher Stadien, die für die Feststellung der Chromosomenzahlen von Bedeutung sind oder die sonst ein gewisses Interesse verdienen.

Beim Auseinanderweichen der Tochterchromosomen ist nichts irgendwie Auffälliges zu sehen (Abb. 14). Wie bei beiden vorstehend untersuchten Arten ist auch hier die Chromosomenzahl in der Vermehrungsteilung 22 (wie ich schon früher mitteilen konnte; Stohler 1927 b

und c). Diese 22 Elemente lassen sich wiederum in bekannter Weise in zwölf große Schleifen und zehn Stäbchen einteilen. Die Stäbchen be-

Abb. 14. Seitenansicht von Spindeln der Vermehrungsteilung von *Bufo vulgaris* LAUR. Vergr. 2000

sonders sind sehr variabel in ihrer Form; sie können bald mehr oder weniger stark gebogen, bald völlig gerade sein. In Abb. 15 habe ich zur Verdeutlichung der etwas schwer zu erkennenden Verhältnisse in den

Abb. 15. Vermehrungsteilung. Äquatorialplatten aus dem Hoden von *Bufo vulgaris*. LAUR. Vergr. 2000.

Platten a und b Detailzeichnungen auf den entsprechenden Seiten beigefügt. Es ist aber hervorzuheben, daß unter dem Mikroskop die gegenseitigen Lageverhältnisse so deutlich zutage treten, daß an der Wirk-

lichkeit der dargestellten Beziehungen nicht gezweifelt werden kann. Noch einem anderen Punkte muß hier Aufmerksamkeit geschenkt werden. Vergleicht man nämlich die Diploplatten unserer Abbildungen bei den drei verschiedenen Arten, so möchte es scheinen, als ob *B. vulgaris* besonders große Spermatogonien aufwiese. Dem ist aber nicht so. Die Größenunterschiede sind nur auf die Zugehörigkeit zu verschiedenen Altersstufen in der Spermatogenese zurückzuführen, wie ja ein Blick auf die Abb. 96, Taf. XIII ohne weiteres beweist. In der Abb. 15 gehören zwei Platten den ersten Archispermatogonienteilungen an (a und c), während die dritte (b) aus einem mehrzelligen Follikel stammt. Eine der letzten Vermehrungsteilungen innerhalb des Follikels sehen wir endlich in Abb. 96, Taf. XIII dargestellt.

Die paarweise Seriierung der Chromosomen gelingt mit relativ geringer Mühe. Bedeutendere Unterschiede der entsprechenden Chromosomen in verschiedenen Platten sind nicht zu bemerken. Kleine Formverschiedenheiten, wie Öffnungswinkel der Schleifen, Biegungsrichtung der Schleifenschenkel, sind sicher belanglos und können nicht als Anhaltspunkte, geschweige denn als Beweis, für die Existenz der Digametie gewertet werden.

Das „prochromosome-stage", welches wir schon weiter oben einer eingehenden Diskussion unterworfen haben (Taf. IX, Abb. 11), ist bei *B. vulgaris* eher noch etwas häufiger als bei *B. calamita*.

Das Bukettstadium zeigt wieder die gleichen Verhältnisse, die wir schon bei *B. viridis* angetroffen haben. Der Übergang aus der Diakinese in die Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung vollzieht sich gleich rasch, wie bei der Wechselkröte. Das Studium der Reifespindeln erweist aufs neue, daß das Vorauseilen einzelner Chromosomen zufälligen Einflüssen zuzuschreiben ist. In der Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung sind elf Chromosomen zu sehen, wovon sechs große und fünf kleine (Abb. 16). Die Unterschiede der Chromosomen unter sich sind von denen bei *B. viridis* oder *B. calamita* sehr wenig verschieden.

Im Beginne der Ruhekernbildung zwischen den beiden Reifeteilungen sind die elf Elemente in ihrer typischen Größenordnung wieder zu erkennen. Auch bei allen noch folgenden Stadien zeigen sich keine Unterschiede gegenüber den anderen zwei Krötenarten. Es ist noch hervorzuheben, daß die von v. la Valette bei *Bufo cinereus* (= *vulgaris*) beobachtete Doppelbildung des Schwanzfadens von mir nie bestätigt werden konnte.

In der Literatur zur Spermatogenese von *B. vulgaris* finden wir eine kurze Mitteilung von Bühler (1895), in der er angibt, daß die mitotischen Vorgänge weniger übersichtlich seien als beim Salamander. Dabei ist ihm nicht entgangen, daß „auf der Höhe der Laichzeit alle Stadien der Samenkörperentwicklung nebeneinander anzutreffen" sind. Er

Abb. 16. Metaphasen der ersten Reifeteilung von *Bufo vulgaris* LAUR. Vergr. etwa 1800.

glaubt, daß dieser Umstand das Studium der Spermatogenese sehr erleichtere, eine Meinung, mit der wir nicht einig gehen können. Denn die Gleichzeitigkeit der verschiedensten Stadien erschwert die richtige Seriierung in hohem Maße. Ferner will der Verfasser Spermien mit zwei Schwanzfäden und dazwischen liegender undulierender Membran gesehen haben. Levy (1920) maß bei Dunkelfeldbeleuchtung die Spermien verschiedener Anuren. In der betreffenden Veröffentlichung macht er keine Angaben, ob der Schwanzfaden einfach oder doppelt sei. Bei seinen Messungen findet er bei *B. vulgaris* Schwankungen der Kopflänge von 7—20 μ, des Zwischenstückes von 1—2 μ und des Schwanzstückes von 44—50 μ. Diese Unterschiede führt er auf Störungen während der Mitose zurück. Unterbleibt die Cytoplasmateilung, so können Spermien mit Riesen- oder Doppelköpfen entstehen. Durch Selbständigwerden einzelner Chromosomen entstehen Zwergspermien. — Derartige Unterschiede in der Kopflänge sind mir nie begegnet; auch konnte ich nie weder diploide noch polyploide Metaphasen der ersten oder gar der zweiten Reifeteilung beobachten. Karyomerie sah ich wohl im Anfangsstadium (Taf. IX, Abb. 31), halte sie jedoch für so stark degenerativ, daß solche Spermatiden meines Erachtens schon vor der Bildung der Spermien völlig verschwinden. Wie schon mehrfach erwähnt, gibt v. la Valette eine Schilderung der Entstehung des Schwanzfadens (1874) und eine Beschreibung der Spermiogenese (1876), welche im wesentlichen mit meinen Befunden übereinstimmt.

b) Ovogenese im potentiellen Ovar des Männchens.

Das potentielle Ovar des Männchens von *Bufo vulgaris* unterscheidet sich makroskopisch von demjenigen der beiden anderen Arten schon auf den ersten Blick. Bei *B. calamita* wie bei *B. viridis* überzieht es kappenartig das vordere Hodenende, während es bei der Erdkröte deutlich vom Hoden abgesetzt ist. Im histologischen Bau zeigen sich dagegen keine Unterschiede, ebensowenig wie in den cytologischen Vorgängen in diesem Organ. In gewohnter Weise bilden sich die Chromosomen aus dem Ruhekern der primären Ovogonie. Auch hier treten wieder 22 Chromosomen auf mit der bekannten Größenverteilung (Taf. XIII, Abb. 97). Im potentiellen Ovar des Adulten zeigen sich dieselben Reifungsprozesse wie beim eben metamorphosierten Tier. Sie sind identisch mit den Reifungsvorgängen im potentiellen Ovar der anderen beiden Krötenarten. Auch die später einsetzenden Degenerationserscheinungen stimmen mit denen der anderen Arten überein. Einzig das Stadium der gelben bis braunen Ovocyten scheint bei *B. vulgaris* zu fehlen. Die letzte Kernform, die zur Beobachtung gelangt, ist dieselbe wie bei den anderen Arten: Ruhekern mit Bürstenchromosomen und Nucleolen.

Die Literatur über dieses Organ ist sehr reich, insbesondere auf experimental-zoologischem Gebiet. Wir werden auf sie in einem späteren Kapitel im Zusammenhang zurückkommen.

c) Ovogenese im funktionellen Ovar des Weibchens.

Die Tiere, die mir über diese Verhältnisse Aufschluß geben sollten, züchtete ich aus Laich, den ich im Frühjahr von Krötenpärchen aus der Nähe Basels erhalten habe. Die Entwicklungsstufe der untersuchten Organe stimmt mit derjenigen überein, wie sie bei *Bufo viridis* beobachtet wurde (fixiert kurz vor oder nach der Metamorphose).

Ich muß immer wiederholen, daß in der Genese der Keimzellen zwischen den drei Arten kein sichtbarer Unterschied besteht. Dank dem günstigen Material konnte ich bei *B. vulgaris* mehrere Äquatorialplatten der Vermehrungsteilung auszählen; eine derselben habe ich in Abb. 98, Taf. XIII abgebildet. Aus allen ausgezählten Platten geht die Übereinstimmung mit den beiden anderen Arten erneut hervor. Wieder sind es 22 Chromosomen, davon zwölf Schleifen und zehn Stäbchen. (Abb. 98b soll nur zum besseren Verständnis der durch viele Überschneidungen komplizierten Verhältnisse der Abb. 98a dienen.)

d) Ovogenese im potentiellen Ovar des Weibchens.

Völlige Übereinstimmung herrscht auch hier mit dem entsprechenden Organ bei *Bufo viridis*. Zufällig erwischte ich eine der ersten Vermehrungsteilungen, so daß wieder verhältnismäßig große Elemente zur Abbildung gelangen (Taf. XIII, Abb. 99). Wie aus der Abbildung ersichtlich ist, können auch hier wieder zwölf Schleifen und zehn Stäbchen unterschieden werden. Die zehn kleinen Elemente sind in der der Verdeutlichung von Abb. 99a dienenden Abb. 99b punktiert. Es fällt auf, daß hier das eine der beiden Chromosomen der 7. Größenordnung gebogen ist, während das Partnerchromosom scheinbar eine gerade Form hat. Dies ist aber auf die Stellung der Partner zur Projektionsebene zurückzuführen; beide sind schwach gebogen.

Es hat sich erwiesen, daß das 7. Chromosom, wie ich es kurz nennen will, in der ersten Vermehrungsteilung der freien Gonie stets gebogen ist, später aber immer nur stabförmig erscheint. Es ist deshalb wahrscheinlich, daß diese Formverschiedenheit einzig auf die durch die Teilungen verminderte Masse des betroffenen Elementes zurückzuführen ist.

4. Kapitel. Vergleich der chromosomalen Verhältnisse der mitteleuropäischen Bufonen.

Obwohl die drei untersuchten Krötenarten in ihrer chromosomalen Ausstattung einander so sehr ähneln (Abb. 17), daß Unterschiede kaum wahrgenommen werden können, versuchte ich mit einfachen statistischen

Methoden herauszubekommen, ob nicht doch gewisse, wenn auch geringe, arttypische Unterschiede bestehen.

Bei eingehendem Vergleich entsprechender Chromosomenindividuen in den Äquatorialplatten der Vermehrungsteilung bei der gleichen Art findet man ein gewisses Variieren. Es leuchtet ohne weiteres ein, daß *Längen*-Unterschiede auf der verschiedenen Neigung zur Blickrichtung (also zur Projektionsebene) beruhen können. *Größen*-Unterschiede (in bezug auf die Masse) sind auf das verschiedene Alter der Zelle zurückzuführen, d. h. die Masse hängt von der Anzahl der bereits erfolgten Vermehrungsteilungen ab. Bei sehr großen Chromosomen zeigt es sich, daß die beiden Schenkel der Schleife sich entweder mit den Enden berühren können, so daß das ganze Chromosom einen Ring bildet, oder daß sie nach entgegengesetzten Seiten auseinanderstreben können. Bei Chromosomen mit ungleichen Schenkeln ist der längere Schenkel entweder so gebogen, daß er unter dem kürzeren hindurchgeht, oder er biegt nach der entgegengesetzten Seite um. Sind zuverlässige Vergleiche schon innerhalb derselben Spezies schwierig, so mögen sie geradezu hoffnungslos erscheinen, wenn sie sich über alle drei Arten erstrecken sollen.

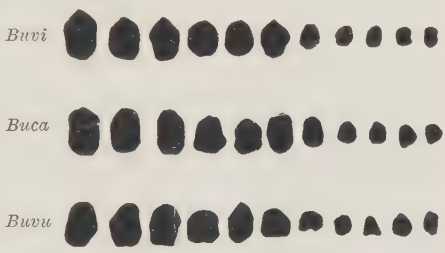


Abb. 17. Chromosomenkarten der drei mitteleuropäischen Krötenarten *Bufo viridis* LAUR., *Bufo calamita* LAUR., *Bufo vulgaris* LAUR. Vergr. 2000.

Der Vergleich rein nur nach Augenmaß ist auch bei den Chromosomen als unwissenschaftlich zu verwerfen, obwohl er gerade bei der Feststellung entsprechender Individuen (also z. B. des Chromosoms I in verschiedenen Platten derselben Art) wertvolle Dienste leistet. Wir müssen die Chromosomen messen, wenn wir einwandfrei vergleichen wollen. Die von MEVES (1911) angegebene Methode hat zu keinen befriedigenden Resultaten geführt. Gegen die Messungen des Autors ist vor allem einzuwenden, daß sie viel zu wenige Platten umfaßte.

Diese Fehler wollte ich vermeiden. Dazu mußte entweder eine größere Anzahl von entsprechenden Platten bei allen drei Krötenarten ausgemessen werden oder es mußte eine voluminimetrische Messung vorgenommen werden. Diese zweite Forderung ist überhaupt nicht zu erfüllen, während die erste auf erhebliche Schwierigkeiten stößt; denn es ist nicht leicht, etwa 25 Äquatorialplatten der Vermehrungsteilung zu finden, die sich zur Ausmessung eignen.

Eine Möglichkeit, den Vergleich doch so durchzuführen, daß er einer Kritik standhalten kann, bietet sich durch die Metaphasen der ersten Reifeteilung. Hier besteht keine erhebliche Schwierigkeit, eine große

Zahl von geeigneten Platten zu finden und zu zeichnen. In den Abb. 5, 12 und 16 sind von jeder der drei untersuchten Arten je 25 haploide Platten wiedergegeben. Gegenüber den Chromosomen in den Platten der Vermehrungsteilung haben die Chromosomen hier den nicht hoch genug zu schätzenden Vorteil, relativ einfache Formen zu besitzen. Ferner sind in jeder Platte nur halb so viel Elemente als in der Vermehrungsteilung. Verschiedene Biegungsrichtungen gibt es hier nicht. Die einzigen Fehlerquellen, die auch hier bestehen bleiben, sind die verschiedene Stellung der Platte zur Schnittrichtung und damit zur Projektionsebene, die unzureichende Beschaffenheit der Reproduktionsmittel und schließlich die Verschiedenheit des den Chromosomen anhaftenden Farbniederschlags.

Da jedoch alle Fehlermöglichkeiten für alle Messungen gleich groß sind und ein relativ großes Material berücksichtigt wird, können die gewonnenen Maße zu *Vergleichs*-Zwecken dennoch wertvolle Dienste leisten.

Von jeder Art wurden unter genau gleichen Bedingungen je 25 Haploplatten der Reifeteilung I gezeichnet und gemessen.

Als ich die sämtlichen Längenmaße ermittelt hatte, fühlte ich mich nicht befriedigt, denn ich hatte während der sehr intensiven und sorgfältigen Beschäftigung mit den Chromosomen gesehen, daß Unterschiede bestehen, die nicht bloß durch die Längen zum Ausdruck kommen. So entschloß ich mich, die Breiten der sämtlichen 825 Chromosomen zu ermitteln; von da zur Ausrechnung der Flächen durch gewöhnliche Multiplikation der Länge mit der Breite war ein kleiner Schritt.

Um trotz aller möglichen Fehlerquellen doch möglichst genaue Maße zu erhalten, zeichnete ich vor allem die Objekte bei sehr starker Vergrößerung. Die Zeichnungen wurden mit Hilfe eines Zeichenapparates nach Abbé entworfen. Als Objektiv diente eine Leitz-Ölimmersion $^1/_{12}$ und ein Comp.-Okular 18. Die Zeichenebene war auf Tischhöhe. Ein hundertstel Millimeter unter diesen Umständen gezeichnet (Objektmikrometer) maß $43\,^1/_2$ mm, so daß eine Vergrößerung von 4350 zustande kam. Damit waren aber brauchbare Vergleichswerte noch nicht gewährleistet, denn die Chromosomen waren durchaus nicht rechteckig. Es kam also noch auf eine möglichst sorgfältige Ermittlung der Längen und Breiten an, die deren mittleren Werten etwa entsprechen mochten. Ich ging nun von der Erwägung aus, daß ich gute Vergleichswerte auch dann erhalte, wenn ich überall nur die größte Länge des Chromosoms messe und dann die mittlere Breite ermittle. Hierzu stach ich mit einem feinen Zirkel die äußersten Punkte der Chromosomen (in der Zeichnung natürlich) ab und maß die Distanz der Zirkelspitzen an einem guten Maßstab unter dem Binokularmikroskop, so daß ich auf einen Zehntelmillimeter genau ablesen konnte. Für die Breite ging ich entsprechend vor,

nur daß ich hier mehrere Maße nahm (siehe Abb. 18). Pro Chromosom wurden zwei bis sechs Breitenmaße genommen, daraus das arithmetische Mittel gebildet und dieses in meine Tabellen eingetragen.

In drei besonderen Tabellen habe ich die Maße für sämtliche Chromosomen der Abb. 5, 12 und 16 eingetragen, und zwar der Reihe nach für *Bufo viridis* Laur., *B. calamita* Laur. und *B. vulgaris* Laur. Um Bruchzahlen möglichst zu vermeiden, wurden die Maße in Zehntelmillimetern der 4350fach vergrößerten Chromosomen eingetragen, entsprechend die Flächenmaße in hundertstel Quadratmillimetern.

Aus diesen Tabellen geht ohne weiteres hervor, daß die für entsprechende Chromosomen innerhalb ein und derselben Art geltenden Variationsbreiten bei den drei Arten sich weitgehend überdecken, so daß man den Eindruck völliger Übereinstimmung gewinnt. Von der Reproduktion der sehr großen Tabellen wurde der außerordentlich hohen Kosten, die sie verursachen würde, Abstand genommen.

Aus jeder Kolonne der drei Tabellen wurde das arithmetische Mittel gebildet und die Resultate in der hier wiedergegebenen Tabelle 1 zusammengestellt.

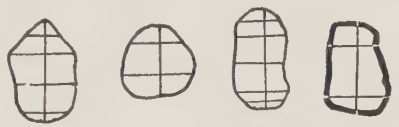


Abb. 18. Beispiele, wie die Maße der Chromosomen genommen wurden (vgl. Text). Vergr. 4350.

Von Interesse ist ferner die mittlere Gesamtfläche für jede Spezies. Hierbei zeigt sich Gleichheit für *Bufo calamita* und *B. vulgaris*, während *B. viridis* eine um 10% geringere Fläche aufweist.

Beim Vergleich der einzelnen Chromosomen bei allen drei Arten fällt auf, daß *B. calamita* und *B. vulgaris* gut übereinstimmen in Chromosom 1, *B. calamita* und *B. viridis* in Chromosom 2, 4, 5, 6 und schließlich *B. viridis* und *B. vulgaris* in Chromosom 11. Entsprechend der kleinen Gesamtfläche besitzt *B. viridis* durchschnittlich kleinere Chromosomen als die anderen zwei Spezies. Die ersten sechs Chromosomen von *B. calamita* sind länger, aber schmäler, die letzten länger und breiter als die entsprechenden Chromosomen der beiden anderen Arten. Bei allen drei Arten zeigt sich aber übereinstimmend *immer der große Sprung von Element 6 zu Element 7*, d. h. vom kleinsten der großen zum größten der kleinen Chromosomen. *B. calamita* mit seinen größeren kleinen Chromosomen hat dabei den kleinsten Unterschied aufzuweisen, beträgt doch hier die Differenz nur etwa 1600 Vergleichseinheiten (Hundertstelquadratmillimeter), während bei den anderen zwei Arten sie 2600 bzw. 2700 erreicht.

Wir sehen also, daß trotz der zuerst so auffallenden Ähnlichkeit der drei Arten charakteristische arttypische Unterschiede bestehen, sowohl in bezug auf die Gesamtmasse als auch hinsichtlich der Größenabstufung der Chromosomenausrüstung. Diese Unterschiede bleiben auch be-

stehen, wenn die mittleren Fehler mitberücksichtigt werden, sind also essentiell und nicht nur zufällig.

Der mittlere Fehler (mF) wurde nach der Formel $mF = \frac{\sqrt{\Sigma d^2}}{25}$ ermittelt, wo d die Abweichung jedes Einzelwertes vom Mittelwert bedeutet (vgl. JOHANNSEN 1913).

Bei Betrachtung der einzelnen Platten in unseren Textabbildungen (5, 12 und 16) muß auffallen, daß häufig genug die kleinen Chromosomen den großen unmittelbar benachbart sind. Das kann natürlich auf bloßem Zufall beruhen, es kann aber ebensogut auch etwas ganz anderes sein. Die Ansicht drängt sich auf, daß gewisse kleine und gewisse große Chromosomen in einem bestimmten Verhältnis zueinander stehen. Vergleichen wir nun auch noch die Äquatorialplatten der Vermehrungsteilungen, so bemerken wir, daß manche Schleifenchromosomen den Eindruck erwecken, als ob ihnen ein Stück fehle, abgebrochen sei. Dies gilt besonders für die ungleichschenkligen Elemente. Dieser Umstand, vereinigt mit der Tatsache, daß im Bukettstadium immer nur fünf Doppelschleifen gezählt werden konnten, führten WITSCHI (1924) dazu, für

Tabelle 1.

	Bufo viridis mittlere			*Bufo calamita* mittlere			*Bufo vulgaris* mittlere		
	Länge	Breite	Fläche $\pm mF$	Länge	Breite	Fläche $\pm mF$	Länge	Breite	Fläche $\pm mF$
1.	113,2	84,5	9543,0 ± 290,4	126,7	80,3	10141,6 ± 232,7	126,0	82,8	10463,6 ± 274,6
2.	106,3	80,9	8591,3 ± 213,2	114,7	74,6	8554,8 ± 170,6	118,2	79,6	9446,7 ± 261,1
3.	97,1	78,7	7651,2 ± 186,8	105,8	75,1	7938,9 ± 196,5	108,0	78,2	8422,3 ± 179,4
4.	93,6	75,3	7052,1 ± 160,3	100,5	70,1	7042,1 ± 192,4	103,0	75,2	7742,1 ± 183,6
5.	88,5	70,0	6173,6 ± 181,5	95,4	65,6	6270,0 ± 200,5	98,2	71,3	6997,2 ± 180,5
6.	83,3	64,0	5346,3 ± 169,5	83,2	64,6	5375,2 ± 143,0	87,3	67,2	5858,8 ± 174,3
7.	61,7	44,4	2744,4 ± 88,1	69,4	54,5	3797,7 ± 120,0	64,8	48,8	3168,8 ± 70,9
8.	56,2	41,6	2333,8 ± 168,0	65,8	51,7	3410,9 ± 114,8	58,8	44,2	2603,2 ± 90,1
9.	52,8	37,9	1995,7 ± 50,7	63,6	47,8	3042,3 ± 94,2	54,2	42,3	2292,2 ± 77,3
10.	46,4	36,8	1707,8 ± 52,3	59,0	46,0	2725,1 ± 98,4	49,7	37,4	1862,5 ± 62,2
11.	42,7	33,3	1431,4 ± 57,2	54,6	42,3	2328,3 ± 89,1	43,4	34,0	1480,7 ± 63,2
Mittl. Gesamtfläche:			54570,6			60626,9			60338,1

Rana fünf Sammelchromosomen anzunehmen. Die entsprechenden Verhältnisse bei den Bufonen lassen sechs Sammelchromosomen im Bukettstadium vermuten, die dann nachher in elf Elemente aufsplittern.

Zählen wir die mittleren Flächen in der Weise zusammen, wie sie aus unserer Tabelle 2 ersichtlich wird, so erhalten wir für jede Spezies sechs Sammelchromosomen, die keine großen Unterschiede zeigen. Aus den Abbildungen geht hervor, daß auch eine andere Zusammenstellung große Wahrscheinlichkeit besitzt. Es müssen addiert werden (z.B. nach Abb. 5 *w*): 3 + 7; 4 + 10; 5 + 8 + 9; 6 + 11. Wir erhalten so die

Werte der Tabelle 3 und gelangen zu drei großen und drei kleineren Sammelchromosomen, was z. B. durchaus dem Eindruck entspricht,

Tabelle 2.

	Buvi.	*Buca.*	*Buvu.*
1	9 543	10 142	10 464
2+11	10 023	10 883	10 927
3+10	9 359	10 664	10 285
4+ 9	9 048	10 084	10 034
5+ 8	8 507	9 681	9 600
6+ 7	8 091	9 173	9 028

Tabelle 3.

	Buvi.	*Buca.*	*Buvu.*
1	9 543	10 142	10 464
2	8 591	8 555	9 447
3+ 7	10 396	11 737	11 591
4+10	8 760	9 767	9 605
5+ 8+9	10 503	12 723	11 893
6+11	6 778	7 704	7 340

den das Präparat, das der Abb. 67, Taf. XI zu Grunde liegt, unter dem Mikroskop erweckt.

Obwohl es nicht absolut sicher zu ermitteln ist, in welcher Weise die einzelnen Chromosomen zusammengehören, besitzt doch die Theorie von den Sammelchromosomen eine sehr große Wahrscheinlichkeit.

5. Kapitel. Das Problem der Geschlechtsbestimmung.

Den Heterosomen wurde früher große Bedeutung beigemessen (Henking 1891, McClung 1902, u. a.), da man in ihnen die ausschließlichen Geschlechtsbestimmer sah. Heute bietet der Nachweis eines Heterosoms nicht mehr dasselbe Interesse, da die Ergebnisse der modernen Vererbungsforschung zu einer neuen Auffassung dieser Vorgänge führte. Ihr Hauptverfechter ist R. Goldschmidt. Die Versuche haben nämlich die Doppelnatur des Geschlechts sehr vieler (wenn nicht aller) Tiere wahrscheinlich gemacht; Männchen und Weibchen besitzen die „Bestimmer" für beide Geschlechter, nur daß sie bei beiden Geschlechtern in verschiedenen Quantitäten auftreten. Diese Verschiedenheit kann auch von Tierart zu Tierart, ja von Lokalrasse zu Lokalrasse einer Spezies, variieren. Derartige Lokalrassen mit quantitativen Unterschieden in den Mengen der Bestimmer hat Witschi bei *Rana temporaria* L. nachweisen können. Bei seinen „differenzierten Rassen (Alpen) ist der Unterschied groß; je mehr er abnimmt, desto labiler wird das Geschlechtsverhältnis (Freiburger Frösche). In der Nachkommenschaft der differenzierten Rassen fanden sich 50% Männchen und 50 %Weibchen, ein Verhältnis, das durch äußere Einflüsse nicht merklich verändert werden konnte. Die Nachkommen der undifferenzierten Rassen dagegen konnten leicht umgewandelt werden (warme Temperatur des Wassers, Überreife der Eier usw.). Im chromosomalen Bild unterscheiden sich diese physiologisch stark verschiedenen Rassen aber durchaus nicht.

Die differenzierten Rassen weisen darauf hin, daß genetisch verschiedene Sorten von Keimzellen gebildet werden. Wohl sind in allen Keimzellen, Samenfäden und Eiern, Bestimmer für beide Geschlechter vor-

handen, jedoch in verschiedener Verteilung. Allgemein gesprochen besitzt das „homogamete Geschlecht" in allen Keimzellen gleiche Mengen von Männchenbestimmern und gleiche Quantitäten von Weibchenbestimmern (wobei über das Verhältnis der Quantitäten der beiden Bestimmer zueinander nichts ausgesagt sein soll). Das „digamete Geschlecht" bildet zwei Sorten von Keimzellen; alle haben den Bestimmer des einen Geschlechts in genau gleicher Menge, während der Bestimmer des anderen Geschlechts in einer Hälfte der Keimzellen eine größere Quantität ausmacht, als in den übrigen. So entstehen tatsächlich zwei genetisch verschiedene Sorten von Keimzellen, und wir sind deshalb nach wie vor berechtigt, von Digametie zu sprechen, obwohl sich der Sinn des Ausdrucks etwas verändert hat.

Wollen wir diese Auffassung der bestehenden Chromosomentheorie einfügen, so müssen wir mit Goldschmidt annehmen, daß nur ein Teil der geschlechtsbestimmenden Faktoren in den Heterosomen lokalisiert sei, während ein anderer Teil in den Autosomen zu suchen ist. Es gelingt jedoch nicht, festzustellen, in welchen Autosomen diese anderen Geschlechtsbestimmer liegen, doch müßten auch solche Autosomen selbstverständlich als Geschlechtschromosomen bezeichnet werden. —

Wenn wir den Angaben von King und Swingle vorbehaltlos zustimmen dürften, so hätten wir in der Klasse der Amphibien als Ganzes genommen eine Übergangsreihe von Formen mit einem typisch ausgeprägten Heterosom bis zu solchen mit völliger Übereinstimmung der chromosomalen Ausstattung beider Geschlechter in der Reihe *Necturus maculosus — Rana pipiens — Rana temporaria — Bufonen.*

Bei *Necturus maculosus* hat King (1912) ein Chromosom beobachtet, das in der ersten Reifeteilung ungeteilt zum einen Pol wandert. Dadurch entstehen zwei Sorten von Spermien. Das zuerst mit einem anderen Chromosom verbundene X-Chromosom trennt sich später davon und wird dann als Heterosom sichtbar. Bei den höheren Amphibien bleibt, nach King, das X-Chromosom stets mit einem anderen Chromosom verbunden und kann deshalb nicht mehr leicht nachgewiesen werden.

Diese Arbeit war in einer vorläufigen Mitteilung veröffentlicht. Die darin versprochene definitive Arbeit ist jedoch, meines Wissens, ausgeblieben. Es scheint demnach, daß King selber von ihrer Ansicht zurückgekommen sei und daß sich die Beobachtung eines Heterosoms nicht bestätigt habe.

Swingle (1917) fixierte fortlaufende Serien zur Entwicklungsgeschichte von *Rana pipiens*. Bei diesen Tieren fand sich ein Exemplar mit ausgesprochen hermaphroditischer Tendenz. Neben zwölf runden oder ovalen Chromosomen zeigte sich in der ersten Reifeteilung ein hantelförmiges. In zehn oder zwölf Spermatogonienplatten waren nur 25 Chromosomen sichtbar. Das hantelförmige Chromosom ging bei der Reifeteilung ungeteilt zum einen Pol, so daß zwei Sorten von Tochter-

zellen entstanden, nämlich solche mit zwölf gewöhnlichen plus das hantelförmige und solche mit nur zwölf gewöhnlichen Chromosomen. Swingle glaubte zunächst, daß dieses hantelförmige Chromosom eventuell mit dem Heterosom identisch sei. In einer späteren Publikation widerrief er diese Ansicht und erklärte, daß es sich um vorauseilende (verschleppte?) Chromosomen gehandelt habe.

Ein Geschlechtschromosom hat Witschi (1924) bei *Rana temporaria* nachgewiesen.

Aus den Untersuchungen von King und speziell von Witschi geht hervor, daß das Männchen digametisch ist. Es darf angenommen werden, daß auch die übrigen Amphibien (*Urodela*, *Bufonidae*) hiervon keine Ausnahme machen, wenn allenfalls Gsechlechtschromosomen nicht nachweisbar sein sollten.

Bei allen drei von mir untersuchten Krötenarten war ein Geschlechtschromosom als solches nicht nachweisbar, weder in der einen noch in der anderen Ausprägung. Nun meldet Beccari (1926) abweichende Beobachtungen bei *Bufo viridis*. Er fand in den Spermatogonien adulter Männchen nur 21 Chromosomen, während bei den Larven deren 22 zu zählen waren. Ich habe schon früher (1926 und 1927 b, c) meine genügend klaren Befunde an adulten Männchen mitgeteilt. Auch jetzt muß ich wiederholen, daß ich nie wirklich einwandfrei 21 Chromosomen angetroffen habe, weder bei jungen noch bei erwachsenen Krötenmännchen, weder bei der einen noch bei der anderen Art. Das von Beccari beobachtete lange Chromosom glaube ich heute mehr denn je als zwei gesonderte Elemente ansprechen zu dürfen, ja ansprechen zu *müssen*. Dann ist die normale Zahl 22 auch in den Spermatogonien der italienischen Wechselkröten nachgewiesen. Für seine Vermutung, daß *Bufo viridis* zwei Sorten von männlichen Keimzellen bilde, gibt Beccari noch eine weitere Beobachtung an und auch diese scheint mir falsch interpretiert zu sein. Er sieht nämlich, daß in der Metaphase der Reifeteilung I im Profil vorauseilende Chromosomen bereits an den Polen angelangt sind, wo die übrigen noch dicht beieinander in der Äquatorialebene liegen. In einer Spermatocyte II zählt er nur 10 Chromosomen; das fehlende Element ist eines der kleinen.

Nach King (l. c.) geht das Heterosom von *Necturus* in der ersten Reifeteilung ungeteilt nach dem einen Pol. Das kleine Element aber, welches nach Beccari der Spermatocyte II fehlt, geht, wie es sich mit aller Deutlichkeit aus *seiner* Abbildung (l. c. Abb. 9) ergibt, in der ersten Reifeteilung *geteilt* nach *beiden Polen*. Bei *B. viridis* müßte also das Heterosom erst in der zweiten Reifeteilung ungeteilt zum einen Pol gelangen und könnte so in der Spermatocyte II noch nicht fehlen. Es ist damit aber noch nicht gesagt, daß ein in der Reifeteilung I *geteilt vorauseilendes* Element in der Reifeteilung II ungeteilt nach nur einem Pole

wandern sollte, um so weniger, als ich feststellen konnte, daß die verschiedensten Chromosomen vorauseilen können. Ich glaube aber nicht, daß Beccari überhaupt so weit gegangen ist in der Ausdeutung des strittigen Phänomens. Wenigstens finde ich nicht die geringste Andeutung dafür im Text. — Ich kann auch nicht verstehen, weshalb Beccari auf das Vorauseilen des *geteilten* Chromosoms besonderes Gewicht legt, sagt er doch: „J'ai enfin observé des plaques avec 10 chromosomes, ce qui serait la conséquence logique des différences notées dans les métaphases vues de profil." Mir scheint vielmehr, die „conséquence logique" lasse erwarten, daß in allen Platten elf Chromosomen anzutreffen sein werden, weil doch nach *beiden* Polen je *ein* Element vorauseilt. Das geschilderte Phänomen des Vorauseilens hat, wie ich schon anläßlich der Spermatogenese von *Bufo viridis* erwähnte, nur den Charakter des Ausnahmsweisen und besitzt deshalb keine besondere Bedeutung, wenigstens sicherlich nicht die, die ihm Beccari beimißt.

Aber auch die Beobachtung, daß in *einem* Ruhekerne zwischen Reifeteilung I und II nur zehn Chromosomen angetroffen wurden, ist nicht weiter von Belang, da es sich hierbei höchstens um einen Ausnahmefall handeln kann. Beccari selber betrachtet seine diesbezüglichen Angaben nur als vorläufiger Natur.

Immer und immer wies ich darauf hin, daß die cytologischen Vorgänge bei den Bufonen keine abweichenden Stadien erkennen ließen und daß die hier in Diskussion stehenden Phänomene den Charakter des Ausnahmsweisen behalten, wenn es sich nicht herausstellt, daß sie auf irgendwelchen Täuschungen des Autors beruhen. Wir dürfen, wie schon weiter oben ausgeführt, annehmen, daß bei den Bufonen das Männchen digametisch ist (King, Witschi). Darum muß der Satz Beccaris, daß es „deux espèces de spermatocytes *ou* d'ovocytes" gäbe, dahin präzisiert werden, daß es zwei Sorten von Spermatocyten gibt. Wir möchten aber noch einmal hervorheben, daß diese Digametie (in bezug auf die Geschlechtsbestimmer) nicht sichtbar ist.

Schon rein theoretisch war von vornherein nicht zu erwarten, daß ein besonders ausgeprägtes Geschlechtschromosom bei den Kröten anzutreffen sei. Die quantitativen Unterschiede zwischen den Männchenbestimmern und den Weibchenbestimmern und damit in den entsprechenden Chromosomen müssen sehr gering sein. Denn wie ließen sich sonst die Krötenmännchen so leicht in funktionelle Weibchen umwandeln? Auch spricht das sehr häufige Auftreten von Ovocyten und Ovocysten im Hoden erwachsener Männchen für die außerordentliche Labilität in der Sexualkonstitution.

Es mag hier eingeflochten werden, daß ich die von Guyénot, Ponse und Welti nach Operationen gemachten Beobachtungen an frisch gefangenen Krötenmännchen wiederholen konnte. Nach den Autoren antwortet der Hoden auf

Verletzungen oder auf Parasitierung mit Ovogenesen. Von 62 *Bufo vulgaris*-Männchen, die ich selber gefangen habe, wiesen 29 schon beim flüchtigen Durchmustern der Schnitte sehr zahlreiche Ovogonien, zumindest aber mehrere Ovocyten auf (vgl. Photographien 4—8, Taf. XIV). Das ist ein Prozentsatz, der sich stark der Zahl 50 nähert und es ist a priori nicht anzunehmen, daß diese Tiere an ihren gegen äußere Einflüsse relativ gut geschützten Hoden verletzt worden wären; Parasitismus konnte noch in keinem der 15 bis jetzt darauf hin genau untersuchten Fälle nachgewiesen werden. Damit steht auch der Vermutung, daß die in der Literatur vereinzelt gemeldeten Vorkommen von Hodeneiern (Bourne 1884, Friedmann 1898a und Cunningham and Becton 1926) ebenfalls auf natürliche, spontane Umwandlung zurückzuführen sei, nichts mehr im Wege. Daneben besteht für diese Einzelfälle immer noch die Möglichkeit, daß unbekannte Traumata für die Entstehung der Ovocyten im Hoden verantwortlich sind. Bei meinen 29 Fällen kann aber wohl nur spontane Umwandlung in Betracht kommen.

Wenn wir die von Witschi (1923) eingeführte Klassierung anwenden, so müssen die Kröten seiner Klasse II zugerechnet werden. In den Gynospermien ist der Weiblichkeitsfaktor F nur um ein geringes stärker als der Männlichkeitsfaktor M und entsprechend ist er in den Androspermien nur um ein geringes schwächer als M. Wenn wir die Werte Witschis einsetzen, so erhalten wir die Formeln:

männliche Konstitution $\frac{15M}{15M}\frac{12F}{16F}$; weibliche Konstitution $\frac{15M}{15M}\frac{16F}{16F}$.

In beiden Fällen ist der Unterschied vom Gleichgewicht (d. h. vom hermaphroditischen Gleichgewicht) gleich groß, nämlich $2F$. Stimmen die angenommenen Formeln, so läßt sich theoretisch erwarten, daß die Geschlechtsumstimmung bei beiden Geschlechtern gleich leicht gelingen sollte, und daß für beide Geschlechter die natürlichen Umwandlungsbedingungen in der freien Natur realisiert werden. Daß in Umwandlung begriffene Weibchen bisher nicht beobachtet wurden, scheint mir noch nicht gegen das Vorkommen derselben zu sprechen; denn es werden viel weniger Kröten beobachtet als etwa Frösche. Außerdem werden Weibchen im Beginne der Umwandlung auf den ersten Blick als gewöhnliche Weibchen erscheinen, während in der Umwandlung fortgeschrittene Weibchen entweder als konstitutionelle Männchen oder als Hermaphroditen oder endlich als in Umwandlung begriffene Männchen angesehen würden. Als echte Hermaphroditen dürfen bei den Bufonen, meines Erachtens, nur solche Tiere angesprochen werden, die sowohl die funktionellen als auch die potentiellen Gonaden beider Geschlechter besitzen. Die Reihenfolge müßte also sein: Hoden, männliches potentielles Ovar, funktionelles Ovar, weibliches potentielles Ovar, oder aber: funktionelles Ovar, weibliches potentielles Ovar, Hoden, männliches potentielles Ovar. In der Literatur finde ich keinen derartigen theoretisch-typischen Hermaphroditen erwähnt oder beschrieben. Aber es können trotzdem derartige Zwitter existieren, da es möglich ist, daß das potentielle Ovar *zwischen* den beiden funktionellen Gonaden bisher der Beobachtung entging. Fehlt aber dieses potentielle Ovar, so besteht die Mög-

lichkeit, daß entweder ein Teil des Ovars zu Hoden umgebildet wurde oder daß sich ein Teil des männlichen potentiellen Ovars zu einem funktionellen Ovar umzuwandeln im Begriffe steht, oder aber, daß sich ein Teil des Hodens zu Ovar umbildet. So glaube ich die von Fuhrmann (1913) abgebildeten und beschriebenen Hermaphroditen ohne Ausnahme zu den in Umwandlung begriffenen Tieren, zu den „*Umwandlungshermaphroditen*" rechnen zu müssen, dies um so mehr, als es mir durch die außerordentliche Liberalität von Herrn Prof. Dr. O. Fuhrmann möglich war, die betreffenden Tiere einer eingehenden Untersuchung zu unterwerfen. Für weitere Ausführungen über dieses wertvolle Material verweise ich auf das nächste Kapitel. Es kann noch nicht entschieden werden, welche dieser Umwandlungshermaphroditen ursprüngliche Weibchen und welches ursprüngliche Männchen waren, da die zur Lösung dieses Problems notwendigen Untersuchungen den Rahmen der vorliegenden Arbeit überschreiten würden. Es genügt jedoch hier, zu erwähnen, daß sich ein „theoretisch-typischer Hermaphrodit" mit der Gonadenreihe: Hoden, männliches potentielles Ovar, funktionelles Ovar, weibliches potentielles Ovar unter diesem Material gefunden hat.

Nachdem die theoretisch geforderte Möglichkeit der Umwandlung sowohl der Männchen als der Weibchen ins andere Geschlecht durch die Auffindung dieses „typischen" Hermaphroditen im obenerwähnten Material sehr an Wahrscheinlichkeit gewonnen hat, bliebe nur noch zu wünschen, daß es dem Experiment gelingen würde, die Umwandlung des einen Geschlechts ins andere zu provozieren, ohne auf operativem Wege die funktionellen Gonaden zu entfernen (Versuche Harms, Ponse) oder die andersgeschlechtigen Gonaden zu implantieren (Welti). Hierzu sehen wir aber vorläufig keinen gangbaren Weg. Es besteht eine Möglichkeit, die Richtigkeit der oben ausgeführten Theorie zu beweisen: Wenn Kröten durch lange Zeit konsequent auf den Zustand ihres Genitalapparates beobachtet werden, insbesondere aber solche Kröten, die von einer Lokalität stammen, ähnlich der, aus der die Fuhrmannschen Tiere kommen, so müssen schon die Anfänge von Umwandlungen bemerkt werden können.

6. Kapitel. Das potentielle Ovar der Kröten.

Wichtige Experimente am potentiellen Ovar der Kröten haben in jüngster Zeit einen vorläufigen Abschluß gefunden und zu gewissen definitiven Resultaten geführt, mit denen meine cytologischen Befunde in interessanter Weise übereinstimmen. Es scheint mir deshalb wohl der Mühe wert, die historischen Tatsachen in weiter umfassender Weise, als dies bisher geschehen, zu ordnen und dabei gleichzeitig unsere heutige Auffassung des potentiellen Ovars im Lichte der Goldschmidtschen Theorie der Geschlechtsbestimmung darzustellen.

Im folgenden habe ich alle mir zugängliche Literatur über das „Bidderschen Organ" berücksichtigt, doch gehe ich nur auf solche Arbeiten näher ein, die in positiver oder negativer Beziehung die Frage nach der Natur des „Bidderschen Organs" gefördert haben.

Der scharf beobachtende Verfasser der „Insectenbelustigungen", Rösel von Rosenhof, hat in seiner 1758 erschienenen, wundervoll illustrierten *Historia naturalis ranarum* bei der Kreuzkröte (*Bufo calamita*

Abb. 19. Urogenitalapparate einheimischer Bufonen. a und b *Bufo calamita* Laur., c *Bufo vulgaris* Laur. (nach Rösel in Originalgröße reproduziert), d *Bufo viridis* Laur., e *Bufo calamita* Laur., f *Bufo vulgaris* Laur. (g—f, Orig. d. Verf.; alle nat. Größe.)

Laur.) ein besonderes Gebilde beschrieben und wiedergegeben. Aus dem Originaltext geht hervor, daß er es für eine Art Fett hielt, jedoch nicht mit dem Fettkörper identifizierte. Dieses „Fett" ist nichts anderes als das potentielle Ovar. Da ich sowohl der Beschreibung als auch den Abbildungen Rösels ein gewisses historisches Interesse zuschreibe, gebe ich hier die betreffende Stelle und die bezüglichen Abbildungen wieder. Von „*Bufo terrestris foetidus*" (= *Bufo calamita* Laur.) sagt er l. c., S. 114:

„Die Zeugungstheile des Männleins, von andern Theilen des Unterleibs entblößt, zeiget die I. Figur. *ww*, *ww* sind die langen fleischfarben Nieren, und *xx* die Geilen, welche bey dieser Krötenart braunschwarz

aussehen und *obenher mit gelben Fett bedecket sind.* An dem äußern Rand derselben lauffet an jedem ein einfacher, weißgrauer etwas starker Canal herab nach dem Mastdarm zu, von welchem hier ein Theil *yy*, der aufgeschnitten worden, zu sehen ist, wo sie bey *z* eine doppelte Öffnung zu haben scheinen. *Ferner* sehen wir noch in dieser Figur die *gelben und fetten Anhänge rr, rr*; nebst der leeren Harnblase *tt.*" (Hervorhebungen von mir; der Ref.)

Bei „*Bufo terrestris, dorso tuberculis exasperato, oculis rubris*" (= *Bufo vulgaris* Laur.) sah er kein entsprechendes „Fett" und bildet demgemäß auch keines ab (vgl. Abb. 19c). Unsere dritte Art, *Bufo viridis* Laur., war ihm nicht zu Gesicht gekommen, doch erhielt er Nachricht von ihr.

Unsere Textabb.19 gibt unter *a* die auf Taf. 24 des Röselschen Werkes abgebildete Zeichnung, unter *b* den gleichen, jedoch bei Rösel farbig dargestellten Genitalsitus von *Bufo calamita* Laur. und unter *c* die Zeichnung vom Genitalsitus bei *Bufo vulgaris* Laur. photographisch reproduziert wieder. Zum Vergleich habe ich unter *d, e* und *f* die entsprechenden Organe bei unseren drei Arten in natürlicher Größe der Abbildung beigefügt.

70 Jahre später veröffentlichte der dänische Forscher Jacobson (1828) eine Arbeit, in der er die Krötenmännchen als Hermaphroditen anspricht. Das zwischen Hoden und Fettkörper liegende Organ sieht er für ein kleines, wenig entwickeltes Ovar an. Diese merkwürdige Abweichung finde sich bei den Bufonen ziemlich häufig. Auch beobachtete er jederseits neben der Niere einen Eileiter, der kleiner ist als der des Weibchens. In einer zweiten Mitteilung (Jacobson 1842) nennt der Autor das in Frage stehende Organ „Ovar". Die in seiner vorhergehenden Arbeit als Zwitter betrachteten Männchen seien eigentlich Männchen mit Ansätzen weiblicher Geschlechtsteile. Das Ovar des Männchens liege zwischen Hoden und Fettkörper, sei meist kleiner als der Hoden, rundlich, flachgedrückt und enthalte Eier verschiedener Größe; wenn die Eier klein seien, so besitze das Ovarium eine rötliche Farbe (zitiert nach Knappe; vgl. Notiz im Literaturverzeichnis).

Der Dorpater Physiologe Bidder „entdeckte" das „accessorische männliche Geschlechtsorgan". Er beschreibt es 1846, S. 28 folgendermaßen:

„Während nämlich der eigentliche Hode als ein walzenförmiger, grauweißer, teilweise schwarz pigmentierter, mit glatter Oberfläche versehener, überhaupt mit dem Froschhoden wesentlich übereinstimmender Theil erscheint, setzte sich das obere Ende desselben in eine scheibenförmige, plattgedrückte, röthlich gelbe, unebene und höckerige Masse fort, die sich als ein von verhältnismäßig dicken und derben Wänden umschlossener Hohlraum auswies. Den äußerlich sichtbaren Höckern entsprachen in die Höhle vortretende Vorsprünge, welche unter dem Mikroskop auf den ersten Blick die auffallendste Ähnlichkeit mit sehr vergrößerten Eierstockseiern darboten. Es waren nämlich runde Kapseln von fein-

körnigem Fett erfüllt, und in ihrem Innern einen helleren, meist kreisförmigen Körper beherbergend, der einem sehr vergrößerten Keimbläschen ähnlich sah; zwischen diesen Kapseln verliefen sehr zahlreiche Blutgefäße."

Trotzdem BIDDER die Ähnlichkeit mit gewöhnlichen Eierstockseiern auf den „ersten Blick" sah, hält er das später nach ihm benannte Organ für einen Teil des Hodens, der zwar auf niedriger Entwicklungsstufe stehengeblieben sei, aber doch die Bildung von Sperma und Spermatozoen vorbereite.

Die Entwicklung des potentiellen Ovars bei den Larven hat RATHKE (1820) beschrieben, ohne das Organ indessen richtig zu deuten; vielmehr hielt er es für einen Hoden.

Daß das potentielle Ovar auch bei Weibchen vorkomme, teilte VON WITTICH (1853) zuerst mit. Die rundliche Anschwellung, welche unmittelbar hinter dem Fettkörper entsteht, „findet sich nicht nur im Larvenzustande, sondern selbst bei ausgewachsenen Thieren sowohl bei den Männchen als bei den Weibchen" (l. c., S. 158). VON WITTICH glaubte, daß das potentielle Ovar bei *Bufo vulgaris* LAUR. während des ganzen Lebens bestehen bleibe, bei *B. viridis* LAUR. aber schon im Anfange des 3. Lebensjahres zu verkümmern beginne und zu dieser Zeit „. . . die vordere Hodenspitze nur noch mit einer kaum merklichen Schicht" umgebe.

Abb. 20. Hoden und potentielles Ovar von *Bufo viridis* LAUR., links in normaler Lage, rechts lateral auseinandergeklappt. Vergr. 2.

An dieser Beobachtung ist nur soviel richtig, daß bei *B. vulgaris* das potentielle Ovar zeitlebens bestehen bleibt und daß es bei *B. viridis* das vordere Hodenende kappenartig umgibt. Es verkümmert bei dieser letzteren Art jedoch nicht so, wie VON WITTICH glaubte, sondern es regeneriert im Laufe des Sommers wieder und erreicht oft eine recht ansehnliche Größe (vgl. Abb. 20). Auch bildet es bei *B. viridis* (und *B. calamita*) scheinbar eine Verlängerung des Hodens, ohne daß eine scharfe Grenze zwischen beiden Organen bestehen würde. Einzig in der verschiedenen Färbung läßt sich schon makroskopisch der Unterschied erkennen. Die Hoden sind dunkel bis schwarz pigmentiert, während das potentielle Ovar zu gewissen Zeiten infolge reicher Durchblutung rötlich erscheint, sonst aber eine blaßgelbe Farbe aufweist.

Die ovarähnliche Struktur des potentiellen Ovars war V. LA VALETTE so eindrücklich geworden, daß er sagen konnte: „Wollte man ein Demonstrationspräparat für die Eierstockseier der Kröte gewinnen, so würde man es eher dem männlichen als dem weiblichen Thiere entnehmen, weil dort ein solches leichter zu gewinnendes und instruktiveres Bild darböte" (1876, S. 808).

Im gleichen Jahr benennt SPENGEL (1876) das strittige Organ nach

dessen angeblichem Entdecker Bidder. Das „Biddersche Organ" ist, nach Spengel, bei Männchen und Weibchen gleich gebaut und zeichnet sich vor allem durch das Fehlen des Hohlraumes vom echten Ovar aus. Beim adulten Männchen von *B. viridis* ist es „weniger scharf gegen den Hoden abgesetzt (als bei *B. vulgaris*, Ref.), sondern umfaßt einen großen Theil desselben mantelartig" (l. c., S. 102). Vom weiblichen potentiellen Ovar sagt der Autor l. c., S. 97/98: „Durch eine besondere Bildung zeichnet sich das vordere Ende des Ovariums aller Bufonen aus; namentlich bei jungen Weibchen findet man hier deutlich einen Körper, der sich schon durch seine viel kompactere Beschaffenheit von den hinteren, wie bei den übrigen Anuren beschaffenen Abschnitten unterscheidet. Wie man sich an Querschnitten leicht und sicher überzeugt, besitzt derselbe keinen Hohlraum, sondern besteht aus einer dichtgedrängten Masse von Zellen, die mit den Eiern des übrigen Ovariums wesentlich übereinstimmen; im Allgemeinen besitzen sie ein etwas höheres Follikelepithel . . ." Trotz dieser guten Beobachtung kann sich Spengel nicht zur Ansicht von Wittichs bekennen, daß das „Biddersche Organ" ein rudimentäres Ovarium sei. Das Vorkommen auch beim Weibchen erscheint ihm als ein Gegenbeweis gegen die rudimentäre Natur des Organs. Spengel neigt der Auffassung Bidders zu, wonach das potentielle Ovar an der Vorbereitung von Sperma und Spermatozoen beteiligt sei, trotzdem er es auch vom Weibchen genau beschrieben hat, wo es doch sicher mit der Spermatogenese in keinem Zusammenhang stehen konnte.

A. M. Marshall (1884) beschrieb vier Fälle von Hermaphroditismus bei *Rana temporaria*. In der theoretischen Auswertung derselben sagt er: „It appears therefore, that in both *Anura* and *Urodela* the anterior end of the genital gland undergoes retrograde development in the form of fatty degeneration at a early period, while the gland itself is still in a sexually indifferent condition." Bei den Bufonen erscheine zwischen dem Hoden und dem Fettkörper noch das „Biddersche Organ", welches nicht dem Fettkörper zuzuzählen sei. „Bidder's Organ in the male toad must therefore be regarded as a rudimentary ovary" (l. c., S. 142). Der vagen Auffassung der damaligen Zeit entsprechend sieht der Autor das Ovar für primitiver an als den Hoden. Der Hermaphrodismus der Kröten entstehe demnach durch Umwandlung von Hoden, nicht von Ovarien. Spengel (1885a) widersetzt sich der Ansicht von Marshall, wonach die Krötenmännchen als Rudimentärhermaphroditen aufzufassen wären. Die gleichen Argumente wie in der Arbeit von 1876 werden ins Feld geführt. Außerdem aber nimmt Spengel an, daß auch bei Weibchen Hermaphrodismus auftreten könne; gleich wie beim Männchen Eier im Hoden, können beim Weibchen testikuläre Elemente im Ovar eingesprengt sein; nur entziehen sie sich hier der Beobachtung dank der Größe des Ovars. Der von ihm beschriebene Fall von Herm-

aphrodismus bei *B. vulgaris* beruhe nicht auf der „Fortbildung des sogenannten ‚rudimentären Ovariums' über seine gewöhnliche Entwicklung hinaus, sondern auf der Umwandlung eines normalerweise zum Hoden gehörigen Theiles der Geschlechtsdrüse . . ." und in dem *so* entstandenen Ovar können die Eier nicht nur normale Größe, sondern auch völlige Reife erlangen. In einer weiteren Mitteilung faßt Spengel (1885b) die Hodeneier als dem „Bidderschen Organ" analog auf. Die Hodeneier bei *Rana* könnten in den männlichen Entwicklungskreis gehören, wie das „Biddersche Organ" bei den Kröten; dann wäre der „angebliche Hermaphrodismus der Krötenmännchen nur ein scheinbarer, erzeugt durch die Eiähnlichkeit gewisser Entwicklungsformen der männlichen Elemente".

1886 erschien die Arbeit Knappes, dessen Verdienst es ist, die Priorität Rösels nachgewiesen zu haben. Auch sonst stellte er gründliche Literaturstudien an und untersuchte eine größere Reihe von Anuren. Er fand das „Biddersche Organ" nur bei den echten Krötenarten, nämlich *B. viridis, calamita* und *vulgaris*. Alte Weibchen von *B. vulgaris* und *calamita*, die wenigstens schon einmal abgelaicht hatten, besitzen nach Knappe kein potentielles Ovar. Bei *B. vulgaris* bilde es sich während des Winters zurück, um im Sommer zu regenerieren. Er beobachtete wieder den Hohlraum des potentiellen Ovars und sah „gar nicht so selten Eikapseln . . . mitten im Hoden und zwischen den Hodenkapseln". Ferner glaubte er die Bildung von Spermatozoen mitten in den Eikapseln des potentiellen Ovars beobachtet zu haben, und zwar auf der Umbildung von Granulosazellen in den Ovogonien beruhend. Dagegen sei eine Hilfeleistung des potentiellen Ovars bei der Samenbereitung in keinem Falle nachweisbar. Das Peritoneum bilde einen Überzug auch über das potentielle Ovar. Im Stroma des Organs von *B. viridis* (und *calamita*) bilden sich Pigmentzellen. Bei jüngeren Tieren ist kein Spalt zu sehen. Beim adulten Tier finden sich die weitest entwickelten Eikapseln am nächsten beim Spalt, während die jüngeren und weniger entwickelten mehr peripher liegen. An frischen Präparaten sind am Protoplasma der Ovocyten zwei Schichten zu erkennen, eine innere hellere, feingranulierte und eine äußere dunklere, grobgranulierte. Der Kern ist durch eine Membran gegen das Protoplasma abgesetzt. In ihm finden sich zahlreiche „Keimflecke" mit unkonstanter Lage. Bei *B. viridis* ist der Hoden häufig in das potentielle Ovar hineingedrückt. Knappe sieht auch Kerneinschnürungen, die er als den Beginn der Amitose betrachtet. Weiter beschrieb er die Degeneration und Regeneration des potentiellen Ovars.

Friedmann (1898b) bestreitet, daß das potentielle Ovar während des Winters degeneriere und während des Sommers regeneriere. Die Spermatogenese erstrecke sich bis weit in den Winter und man treffe noch alle Stadien derselben bis in den Februar an.

In seiner Arbeit von 1908 schildert Ognew den Bau und die Degenerationserscheinungen des potentiellen Ovars. Besonders stark sei das „Einschrumpfen" des potentiellen Ovars bei alten Krötenweibchen.

Aimé (1908) will keine Stellung nehmen zur Frage, was die Zellen des „Bidderschen Organs" seien und nennt sie deshalb „große Zellen". In ihnen findet er bei im Juni gefangenen Männchen von *B. calamita* die Nucleolen in lebhafter Teilungstätigkeit. 1909 (a und b) halten Aimé und Champy das „Bidderschе Organ" für eine inkretorische Drüse. Stieve (1921) stellt das potentielle Ovar als Ganzes dem Hoden als Ganzes gleich. Dabei vertreten die Eizellen den generativen Anteil, das Bindegewebe aber das Interstitium.

Die Arbeiten von Taguchi (1925), Walther (1926) und Eggert (1926) bringen keine neuen Beiträge zur Kenntnis des potentiellen Ovars. Auf die Arbeiten Beccaris (1925a, b; 1926) sind wir schon zu verschiedenen Malen eingetreten, so daß sie hier nicht nochmals referiert zu werden brauchen.

Die Experimentalzoologie hat zu ihren Untersuchungen aus Gründen der Operationstechnik bis jetzt fast ausschließlich *Bufo vulgaris* benutzt. Bei dieser Spezies ist eine reinliche Exstirpation des einen oder des anderen Organs beim Männchen relativ leicht auszuführen, da sich das potentielle Ovar vom Hoden deutlich absetzt. Bei den anderen Bufonen, vor allem bei *B. viridis* und *B. calamita*, fällt dies sehr schwer, weil, wie bereits weiter oben geschildert, das potentielle Ovar den Hoden oft fast bis zur Hälfte und darüber mantelartig umfaßt.

Policard (1900) berichtete, daß das potentielle Ovar eine wichtige Rolle im physiologischen Gleichgewicht der Kröten zu spielen scheine und zum Leben unentbehrlich sei. Aimé und Champy (1909b) stellen aber fest, daß die Todesfälle nach der Exstirpation des potentiellen Ovars auf Unfälle und Infektion zurückzuführen seien, und daß das Organ nicht lebenswichtig sei. Harms (1914) hielt das „Bidderschе Organ" zuerst noch für lebenswichtig und betonte besonders, daß es diejenigen Hormone liefere, welche die männlichen sekundären Sexusmerkmale hervorrufe. 1921 (a) teilte er mit, daß das potentielle Ovar nach Entfernung der Hoden zu einem Ovarium werde, daß diese Umwandlung jedoch nur bei jungen, noch nicht geschlechtsreifen Männchen gelinge. Bei Weibchen sei es dagegen leicht möglich, das potentielle Ovar durch Entfernung des funktionellen Ovars zur Entwicklung zu bringen. Bei den Weibchen von *Bufo vulgaris* ist das potentielle Ovar zeitlebens vorhanden, kann aber bis zu Hirsekorngröße reduziert werden. Nach der Eiablage des Ovars beginne es sofort zu wachsen und erreiche das Maximum seiner Größe im Juli. Für Harms scheint eine Korrelation zu bestehen zwischen der Entwicklung des funktionellen und der des potentiellen Ovars. 1923 gibt er an, daß nur bei *B. vulgaris* das Organ

bei den Weibchen zeitlebens vorkomme und daß es sich immer parallel mit dem Ovar verändere. Seine Ovocyten jedoch werden von Granulosazellen resorbiert und das Produkt dem Blute zugeführt zur Zeit, wenn die ovarialen Eier reifen. Das potentielle Ovar habe demnach eine inkretorische Bedeutung, die nicht klar erfaßbar sei.

Die männlichen sekundären Sexusmerkmale sollen nach der Entfernung der Hoden zur normalen Zeit erscheinen (Harms 1921b); darum sei nur das „Bidder'sche Organ" für dieselben ursächlich. Erst wenn auch dieses entfernt werde, trete der Kastratentypus auf. 1923 (a) wiederholt Harms seine Ansicht, daß das potentielle Ovar seine größte Bedeutung zur Zeit der Beendigung des Winterschlafes habe. Ferner macht er die Mitteilung (1923b), daß die vollständige physiologische Umstimmung des Geschlechts in 4 –5 Jahren möglich sei, wenn die operierten Tiere mit Fetten, Lipoiden und Lezithinen ernährt werden. 1924 erhält er von einem umgestimmten Männchen etwa 50 Eier, die aus Mangel an bewegungsfähigen Spermien nicht befruchtet werden konnten. Neben der experimental-physiologischen Geschlechtsumstimmung ist auch eine normal-physiologische zu beobachten (Harms 1926). Die experimental-physiologische Umstimmung beruht darauf, daß voll differenzierte Keimdrüsen entfernt oder in der Entwicklung gehemmt werden, wodurch undifferenzierte Keimdrüsenreste zur Entwicklung kommen (das stimmt, wie ich nebenbei bemerken möchte und durch die nachfolgende neue Erkenntnis bewiesen wird, bei *Bufo* nicht ganz; das potentielle Ovar ist kein undifferenzierter Keimdrüsenrest, sondern ein latentes Ovar, das durch die Hodenhormone an der Entwicklung gehemmt wird).

Analoge Resultate publizierten Guyénot und Ponse in verschiedenen Arbeiten. Zunächst aber konnten sie einige Angaben von Harms und anderen Autoren richtigstellen. Guyénot und Ponse (1922) zeigen, daß das potentielle Ovar *nicht* für die sekundären männlichen Sexusmerkmale verantwortlich zu machen ist. Ponse (1922a) wies nach, daß die Sexusmerkmale einzig und allein vom Hoden hervorgerufen werden, indem Krötenmännchen nach (totaler!) Entfernung der Hoden das gänzliche Verschwinden aller sekundären Geschlechtsmerkmale zeigten, während dieselben bei Reimplantation von Hoden wieder erschienen. Ferner teilte die Autorin (1922b) mit, daß das „Bidder'sche Organ" keinen Einfluß auf die Sexusmerkmale hat, daß auch trotz Entfernung desselben die Kopulation positiven Erfolg hatte. Guyénot und Ponse (1923a) zeigen, daß auto- und homoplastische Hodenimplantate auf kastrierte Männchen die sekundären Sexualcharaktere wieder hervorrufen. In den Implantaten zeigen sich 8—12 Monate nach der Operation zahlreiche Ovocyten (jedoch nur bei Kröten aus der Umgebung von Genf, nicht bei solchen aus dem Jura). In einer weiteren Mitteilung

(Guyénot und Ponse 1923b) weisen die Autoren nach, daß das „Biddersche Organ" in keiner Weise lebenswichtig sei. Ein von ihren bisherigen Mitteilungen anscheinend abweichendes Resultat publizierten sie im gleichen Jahre (Guyénot und Ponse 1923c). Von 41 kastrierten Krötenmännchen kopulierten drei spontan, während die übrigen keine Brunsterscheinungen zeigten. Bei der histologischen Untersuchung der drei abweichendes Verhalten zeigenden Tiere fanden sich im potentiellen Ovar je zwei bis drei Samenkanälchen. Bei *restloser* Hodenkastration dagegen verschwanden alle männlichen Instinkte, wie auch die männlichen sekundären Sexusmerkmale.

Während bei Säugetieren (Meerschweinchen, Ratte) und Vögeln (Haushuhn) die bereits latent vorhandenen Merkmale des anderen Geschlechts nach Implantation der geschlechtsfremden Keimdrüse sich entwickeln, geschieht nichts Derartiges bei geschlechtsreifen Krötenweibchen; hier fehlen selbst Rudimente von sekundären Sexusmerkmalen des Männchens. Bei Weibchen jedoch, die noch vor Erreichung der Geschlechtsreife operiert wurden, erscheinen z. B. die Daumenschwielen etwa 7 Monate nach der Hodenimplantation (Ponse 1923; vgl. hierzu aber besonders Welti, auf den nächsten Seiten).

1925 erhielt Ponse 247 Eier von einem umgewandelten Männchen. Daraus ergaben sich schließlich 11 Kaulquappen. Von diesen sollten erwartungsgemäß 25% normale Weibchen, 50% normale Männchen sein und 25% müßten eine ungewöhnliche Konstitution haben, welche Ponse als Übermännchen („hypermâles") bezeichnet hat. Das Verhältnis konnte aber der geringen Krötenzahl wegen nicht nachgeprüft werden. Vom gleichen Tier stammten 1926 (a) 830 Eier, von denen sich insgesamt 495 zu Kaulquappen entwickelten (die große Sterblichkeit weist darauf hin, daß die „Übermännchen" sehr wahrscheinlich als letal zu betrachten sind, eine Auffassung, zu der auch Harms aus Analogie mit *Drosophila* gelangte). Harms (1926) erhielt aus einer Kopula eines normalen mit einem umgestimmten Männchen 2078 Eier. Davon waren 250 unbefruchtet; von den 1828 befruchteten starben normal (!) 10% = 183, durch Entwicklungsstörungen (!) 26,1% = 435; es ergaben sich 1210 Neurulae, von denen sich 1088 zu Kaulquappen entwickelten. Von den 184 untersuchten metamorphosierten Tieren waren 104 Männchen, 57 Weibchen und 23 „mazeriert oder das Geschlecht mangels genügender Differentiation unbestimmt".

Zu diesen höchst unklaren Angaben von Harms möchte ich mir die Frage erlauben, wie er feststellte, welche Eier „normal" und welche durch „Entwicklungsstörungen" abstarben. Mir scheint, daß auch die „normalen" Fälle durch Entwicklungsstörungen sterben, wenigstens fasse ich den Tod eines befruchteten Eies entschieden als Entwicklungsstörung auf. Eine weitere Frage an Harms mag noch gestattet werden: Warum waren 23 metamorphosierte Kröten zum

Teil mazeriert? Mazeration tritt nur bei schlechter oder fehlender Fixierung ein. Waren nicht vielleicht alle 23 Tiere noch nicht ausdifferenziert?

Das abnorme Aussehen der Gelege, die Harms und Ponse von Umwandlungsmännchen erhalten haben, führte Ponse zunächst auf die ungenügend ausgebildeten Ausführgänge zurück, später, da auch kastrierte Krötenweibchen abnorme Gelege aus dem potentiellen Ovar produzierten, trotzdem die Oviducte in normaler Ausbildung schon vorhanden waren, auf die kompakte Struktur des nun funktionell gewordenen Ovars. Das „Biddersche Organ" wäre nach der Autorin ein atypisches Ovar, das sich unter dem hemmenden Einfluß der typischen Gonade nicht entwickeln kann. Nach Ponse (1927b) ist das „Biddersche Organ" ein potentielles Ovar, da es bei beiden Geschlechtern nach Entfernung der funktionellen Gonade sich zu einem funktionellen Ovar zu entwickeln und entwicklungsfähige Eier zu liefern imstande ist. Die Auffassung Witschis, die Krötenmännchen seien protogyne Rudimentärhermaphroditen, sei nicht richtig, da das potentielle Ovar auch bei den Weibchen und bei richtigen Zwittern auftrete. Bei den letzteren befinde sich zwischen dem Hoden und dem immer vorhandenen „Bidderschen Organ" ein funktionelles Ovar. Auch die Ansicht von Harms und King, das potentielle Ovar sei eine undifferenzierte Gonade und eine phylogenetische Reminiszenz, kann Ponse nicht teilen. Vielmehr stellt das potentielle Ovar einen persistierenden embryonalen Zustand eines Teiles der Genitalleiste dar. Die Koexistenz zweier Ovarien sei nicht überraschender als diejenige von Pro- und Mesonephros während einer gewissen Zeit im embryonalen Entwicklungsgang. Es ist eine „Progonade" mit der Potentialität eines Ovars, durch die Entwicklung der funktionellen „Metagonade" in der eigenen Entwicklung gehemmt. An der Keimleiste werden von Guyénot und Ponse (1927) drei Bezirke unterschieden, die bei den homozygoten Weibchen alle ovarialen Charakter haben; bei den heterozygoten Männchen dagegen entwickeln sich die beiden vorderen Bezirke zum rudimentären Ovar und nur der hintere Teil wird (erst spät) zum Testikel. Der Männlichkeits- und der Weiblichkeitsfaktor kommen im Laufe der Entwicklung verschieden stark zur Auswirkung.

Aus dieser Übersicht über die Literatur geht deutlich hervor, wie die Meinungen über die Bedeutung des potentiellen Ovars wechselten. Zusammenfassend läßt sich erkennen, daß schon früh das von Rösel beschriebene „Fett" als rudimentäres Ovar (Jacobson) gedeutet wurde. Diese Ansicht, in dänischer Sprache veröffentlicht, blieb lange Zeit unbeachtet, so daß Bidder als Entdecker des potentiellen Ovars gelten konnte. Dieser Forscher hielt das Organ für ein Accessorium des Hodens, eine Meinung, der sich auch viel später Spengel noch anschloß. Knappe hinwiederum hielt das Organ für überzählig, während ihm Policard

lebenswichtige Bedeutung beimaß. Erst der modernen experimentellen Forschung ist es gelungen, die Untersuchungen zu einem Abschluß zu bringen. Zuerst bewiesen Aimé und Champy, daß die Auffassung Policards unrichtig sei; Harms dagegen pflichtete wieder Policard zu, kam im Laufe seiner Experimente jedoch langsam, wenn auch sichtlich widerwillig, von dieser Ansicht ab. Die Genfer Zoologen Guyénot, Ponse und Welti zeigten schließlich, daß das „Biddersche Organ" ein potentielles Ovar sei.

Auffällig ist mir, daß verschiedene Autoren amitotische Vorgänge im potentiellen Ovar der Bufonen beobachtet haben wollen, so z. B. Knappe (1886), King (1908 b), Walther (1926) und Eggert (1926). Solche von den verschiedenen Autoren übereinstimmend geschilderte Amitosen, d. h. direkte Zellteilungen, konnte ich nie beobachten, selbst nicht in Organen, die unzweifelhaft stark in Degeneration begriffen waren. Nach meinen Erfahrungen darf trotz der vier erwähnten Autoren das Vorkommen der amitotischen Zellteilung verneint werden; es fällt mir wenigstens stark auf, daß unter 137 von mir untersuchten erwachsenen Krötenmännchen (alle drei Arten zusammengenommen) nicht ein einziges dieses seltsame Phänomen aufwies, obwohl es nach den genannten Autoren gar nicht selten sein soll. Im übrigen verweise ich auf das zu dieser Frage im Kapitel über die Ovogenese bei *Bufo viridis* Gesagte.

Die Versuche von Harms, Guyénot und Ponse zeigen eindeutig, daß das „Biddersche Organ" bei normalen Krötenmännchen und -weibchen ohne jede Funktion ist. Es beeinflußt weder die sekundären Sexusmerkmale, noch hat es irgendwelche Bedeutung für den Körper während oder unmittelbar nach dem Winterschlaf. Aber bei Tieren, denen die funktionelle Gonade restlos entfernt wird, erlangt es eine ovariale Funktion. Das Abnorme im Aussehen der Gelege, welche aus ehemaligen „Bidderschen Organen" stammen, wird wohl allmählich verloren gehen, da, wie Ponse (siehe oben) wahrscheinlich machen konnte, die Anomalien nur auf die kompakte Struktur des neuen Ovars zurückgeführt werden können. Diese kompakte Struktur wird sich ohne allen Zweifel allmählich mit dem Alter dieses neuen Ovars völlig verlieren, wenigstens scheinen mir die Unterschiede in den Gelegen zweier aufeinanderfolgender Jahre aus dem gleichen Organ dafür zu sprechen. Damit wird schließlich das potentielle von einem normalen Ovar nicht mehr zu unterscheiden sein.

Ich habe mich lange besonnen, ob ich die Einführung eines neuen Namens für ein altbenanntes Organ vorschlagen solle. Das „Biddersche Organ" ist in der Literatur sehr gut bekannt. Dieser Name scheint mir aber heute nichts anderes zu sein, als ein Verlegenheits- oder Gewohnheitsname, da man zur Zeit Spengels die Natur des Organs verkannte. Außerdem wollte Spengel das Organ nach dessen Entdecker benennen. Aber weder die Existenz noch die Bedeutung des Organs ist von Bidder entdeckt worden, sondern lange vor ihm durch Rösel (Existenz) und Jacobson (Bedeutung); wir müßten also das Organ entweder nach dem

einen oder dem anderen *dieser* beiden Autoren benennen. Da wir aber, wie mir scheint, endgültig die Funktion des Organs kennen, ist es viel besser, es mit einem Namen zu belegen, der schon die Funktion andeutet. Der beste Name wäre wohl „latentes Ovar"; da es aber von PONSE 1927 (b) „ovaire potentiel", zwar nur nebenbei, genannt wurde, habe ich diesen Namen gewählt und es deshalb als *potentielles Ovar* bezeichnet.

Mit den experimentellen Ergebnissen stehen, wie bereits angedeutet wurde, meine cytologischen Befunde im besten Einklang. Diese haben ergeben, daß die chromosomale Ausrüstung sowohl der funktionellen als auch der potentiellen Gonaden bei Männchen und Weibchen keinen sichtbaren Unterschied erkennen läßt. Auch sind alle drei Krötenarten in dieser Beziehung genau gleich. Der Nachweis kann als erbracht gelten, daß in allen vier Organen vollständige Übereinstimmung der Chromosomen besteht, sowohl in bezug auf die Zahl als auch auf den morphologischen Habitus. Daß also eine Digametie bei den Kröten in der Chromosomenzahl bzw. in der Chromosomengröße nicht sichtbar ist, braucht nicht mehr besonders betont zu werden. An der konstitutionellen Digametie der Männchen ist aber trotzdem kaum zu zweifeln, nachdem die Versuche an Fröschen gezeigt haben, daß bei den Raniden das Männchen digametisch ist.

Die bisherigen Untersuchungen haben hier halt gemacht. Sie mußten dadurch zur Auffassung führen, daß das Weibchen monogametisch sei. Da oft Digametie und Bisexualität nicht scharf genug auseinandergehalten wurden, wurde auch das homogamete Weibchen als monosexuell angesehen. Die neue Auffassung der Geschlechtsbestimmung zeigt aber, daß beide Tatsachen (Art der Gametie und Art der Sexualität) voneinander unabhängig sind und daß Bisexualität auch bei Homogametie (nicht nur bei Digametie) vorkommen kann. Dann kommen die Bestimmer in jedem Gameten in gleichen Mengen vor (vgl. die Ausführungen hierüber im vorigen Kapitel).

Es stellt sich nun die Frage, ob man bei den Kröten wie bisher nur die Männchen als bisexuell und die Weibchen als monosexuell auffassen muß. Bisher hat das potentielle Ovar direkt eine wichtige Stütze für diese Auffassung gebildet. Das Weibchen besitzt außer dem funktionellen Ovar noch ein potentielles, ist also rein weiblich, monosexuell. Das Männchen besitzt neben dem Hoden ebenfalls ein potentielles Ovar, also sowohl männliche als auch weibliche Elemente, ist also bisexuell. In dieser Weise wurde das potentielle Ovar als Stütze der alten Theorie und als Waffe gegen die GOLDSCHMIDTsche Hypothese ausgewertet.

Es soll nun der Versuch unternommen werden, auch den Spezialfall der Kröten dem GOLDSCHMIDTschen Theorienkreis einzuordnen. Die Hypothese GOLDSCHMIDTS hat schon sehr verwickelte Geschlechtsverhältnisse aufzuklären vermocht (ich erinnere nur an die Verhältnisse

beim Frosch und bei *Lymantria*), und SEILER (1927) hat jüngst sogar die Möglichkeit gezeigt, daß auch der umstrittene Fall der *Bonellia* mit einigen Voraussetzungen der allgemeinen Hypothese untergeordnet werden kann. Sie ist sicher eine brauchbare Arbeitshypothese. Dies ist der Grund, weshalb ich versuche, den Fall der Kröten trotz der Existenz des potentiellen Ovars und trotzdem es bisher als Stütze dagegen verwendet wurde, der GOLDSCHMIDTschen Hypothese einzuordnen.

Daß das Krötenmännchen bisexuell ist, liegt so klar zutage, daß hierüber kein Wort zu verlieren ist. Für die Bisexualität der Krötenweibchen sprechen die Befunde von WELTI, wie ich trotz der gegenteiligen Auffassung der Autorin glaube. Durch Transplantation von Hoden in vorher kastrierte Weibchen wandelte WELTI (1925a, b) dieselben zu Männchen um. Auf diese Weise gelang ihr sowohl die Maskulinierung adulter Weibchen (im Gegensatz zu PONSE, siehe weiter oben), als auch auf gleichem Wege die Feminierung adulter Männchen.

Die Umstimmung der Krötenweibchen zeigt sich durch das Erscheinen der Brunstschwielen, die sonst nur dem Männchen zukommen, sowie durch das Auftreten der Stimme und einer durchaus männlichen Psyche. WELTI erklärt, daß unter dem hormonalen Einfluß der Hoden die betreffenden „Territorien" (siehe später) männlich zu reagieren beginnen.— PONSE hat gezeigt, daß Daumenhaut des Männchens auf den Rücken verpflanzt zur Zeit der Brunst, gleich wie am ursprünglichen Ort die typischen Brunstveränderungen durchmacht und daß Rückenhaut auf den Daumen verbracht sich dort nie anders verhält als auf dem Rücken, d. h. nicht eine Spur von Brunstveränderungen zeigt.

Die Bildung von Brunstveränderungen ist eine auf eine ganz bestimmte Hautstelle (Hand) beschränkte Fähigkeit. Eine solche Fähigkeit kann durch Hormone manifest gemacht werden, aber selbstverständlich nur dort, wo sie latent vorhanden ist. Solche Bezirke mit der Fähigkeit zur Bildung ganz bestimmter Organe bezeichnet GUYÉNOT als *Territorium* der betreffenden Organe. Der Begriff des Territoriums entsprang den neuesten Regenerationsforschungen der Genfer Schule.

Bei den Kröten sind z. B. die Brunstschwielen derartige Territorien. Sie sind bei beiden Geschlechtern vorhanden, treten aber nur beim Männchen zutage, da dort die zu ihrer Entwicklung nötigen Hormone gebildet werden. Wird durch Transplantation von Hoden in Weibchen in deren Körper eine männliche Hormonquelle eröffnet, so reagieren sofort die darauf abgestimmten, bereits vorhandenen Territorien.

Soweit die Tatsachen und Erklärungen der Genfer Autoren. Aber gerade die Versuche von WELTI führen einen Schritt weiter. Wie kann ein Territorium überhaupt männlich reagieren, wenn das Tier genetisch nur weibliche Potenzen besitzt? Die Tatsache nötigt mich zu der Annahme, daß das Territorium „Brunstschwiele" auch beim Weibchen

männliche Potenzen besitzt; es kann solche männlichen Potenzen neben den weiblichen aber nur aufweisen, wenn das Weibchen genetisch bisexuell ist. Da tatsächlich verschiedene Territorien, deren genaue Umschreibung zum Teil heute noch nicht gelungen ist (Stimme, psychisches Verhalten), beim Weibchen auf die Hodenhormone männlich reagieren, drängt sich mir die Ansicht auf, daß auch das Weibchen wie das Männchen der Kröte genetisch bisexuell ist.

Es scheint mir, daß sich so auch der bisher abseits stehende Fall der Bufonen der Goldschmidtschen allgemeinen Hypothese zwanglos einfügt.

Halten wir nun zwei wichtige Einsichten zusammen, einerseits die Annahme der Bisexualität von Männchen und Weibchen und andererseits die bedeutende Labilität des Geschlechts der Kröten, dann erkennt man ohne weiteres die Möglichkeit der natürlichen Geschlechtsumwandlung. Wir haben schon wiederholt auf diese Möglichkeit hingewiesen (Stohler 1927 b, c) und auch zu zeigen versucht, welche Schwierigkeiten ihrer Beobachtung entgegenstehen.

Die experimentelle Geschlechtsumwandlung gelingt besonders leicht bei solchen Tieren, die in bezug auf das Geschlecht sehr labil sind (Krötenmännchen, Haushuhn). Hier nimmt zum Teil die Natur die Umstimmung selber vor; Fälle dieser Art sind von *Xiphophorus* und der Henne in genügender Zahl bekannt. Es steht deshalb zu erwarten, daß auch Krötenmännchen durch natürliche Bedingungen sich zu Weibchen umwandeln. Da Kröten niemals über längere Zeit in großer Anzahl beobachtet werden, entging die natürliche Umstimmung der Forschung; außerdem sind die Unterschiede außerhalb der Brunstzeit zwischen Männchen und Weibchen nicht so markant wie bei den zwei anderen Tierspezies.

Bei denjenigen Tieren, die einer Umwandlung so wenig Widerstand entgegensetzen, ist stets (für Krötenmännchen und Haushuhn nachgewiesenermaßen [Benoit 1924, Crew 1923], für *Xiphophorus* aus Analogie erwartungsgemäß) die Gonade des anderen Geschlechts vorhanden und zwar immer in nicht funktionierendem, *latentem* Zustande.

Fehlt eine solche latente, andersgeschlechtige Gonade vollkommen, so gelingt eine Umstimmung nur durch Transplantation nach Kastration (Meerschweinchen, Ratte; vgl. Steinach 1912 usf.). Hier werden durch die veränderten hormonalen Bedingungen einzig die in latentem Zustande schon vorhandenen sekundären Sexusmerkmale des anderen Geschlechts zur Entwicklung und vollen Entfaltung gebracht. Nach de Beaumont (1926) gelingt auf gleiche Weise die Umstimmung der Weibchen bei *Triton cristatus*.

Die Möglichkeit, die Körpermerkmale eines anderen Geschlechts hervorzurufen, sei es durch Erweckung einer latent vorhandenen Gonade zur Funktion, sei es durch Hormonalwirkung einer andersgeschlechtigen

Gonade (durch Implantation), erscheint uns ein direkter Beweis für die Bisexualität jeden Geschlechts zu sein, indem Änderungen der Körpermerkmale, wie oben für die Brunstschwielen gezeigt, nur dann durch Hormone ausgelöst werden können, wenn die betreffenden Territorien beide Möglichkeiten (männliche *und* weibliche Ausbildung) einschließen. Eine solche Annahme nötigt uns, auch der Gonade eine bisexuelle Konstitution zuzuschreiben (das hat aber rein gar nichts damit zu tun, ob sie eine oder zwei Sorten von Gameten produziert). Sind nun in einem speziellen Falle die männlichen und weiblichen Komponenten in nahezu gleicher Quantität vorhanden, wie dies bei Fröschen erwiesen, bei Kröten wahrscheinlich ist (siehe voriges Kapitel), so liegt ein labiler Geschlechtszustand vor und es kann so eventuell die genetische Bisexualität beider Geschlechter durch natürliche Umwandlung zum Ausdruck kommen.

Solche Umwandlungsformen werden sich dem unbefangenen Beobachter als Hermaphroditen darstellen. *Genetische* Hermaphroditen müssen aber, meines Erachtens, die Gonaden beider Geschlechter besitzen, *beide* Geschlechts-*Einheiten*. Durch das Vorkommen des potentiellen Ovars bei Männchen und Weibchen der Kröten sind wir genötigt, Hoden plus potentielles Ovar als *eine Einheit* (= männliche Einheit), Ovar plus potentielles Ovar als *eine andere* (= weibliche) *Einheit* aufzufassen. Ein theoretisch typischer Krötenhermaphrodit müßte also beide Einheiten aufweisen, d. h. er müßte beide funktionellen und beide potentiellen Gonaden besitzen (s. S. 451). In der Literatur ist bis heute kein derartiger Fall gemeldet worden, sondern alle beschriebenen Fälle sind als Umwandlungshermaphroditen anzusehen. Fuhrmann (1913) teilte mit, daß in einem Tümpel nahe Neuenburg zahlreiche Krötenhermaphroditen vorkommen. Als ich in meinen Überlegungen zur Aufstellung des theoretisch-typischen Hermaphroditen gekommen war, wandte ich mich an Herrn Prof. Fuhrmann mit der Frage, ob das Material, das ihm für seine damalige Publikation als Unterlage diente, noch existiere; wenn dies der Fall sei, so erbäte ich dasselbe zur Untersuchung. Mit größter Bereitwilligkeit und zuvorkommendster Liebenswürdigkeit hat mir Herr Prof. Dr. O. Fuhrmann sein gesamtes, reiches Material zur Verfügung gestellt und ich möchte nicht verfehlen, ihm auch hier nochmals meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Unter dem Material befanden sich zwei bisher nicht beschriebene Fälle. Davon bietet der eine nichts Neues. Der andere aber entspricht genau meiner theoretischen Forderung (siehe S. 451).

Alle bisher als Hermaphroditen gemeldeten Kröten sind wohl Hermaphroditen, aber nicht genetische, sondern *Umwandlungs*-Hermaphroditen. Der obenerwähnte und kurz beschriebene Fall aus dem Fuhrmannschen Material ist als bisher allein bekannter und als solcher erkannter genetischer Hermaphrodit anzusprechen.

Die „Umwandlungshermaphroditen" können nun Männchen sein, deren potentielles Ovar sich zum Teil in ein Ovar umzubilden im Begriffe steht, oder deren cephaler Hodenteil sich zu Ovar umwandelt. Dabei wird der Hoden allmählich atrophieren und schließlich erhalten wir ein reines *Umwandlungs*weibchen. Aber auch die Weibchen können sich umwandeln; dabei wird höchstwahrscheinlich nur ein Teil des Ovars zu Hoden umgebildet, während der andere unter dem ständig wachsenden hormonalen Einfluß des sich bildenden Hodens allmählich atrophiert. Das Resultat ist ein reines *Umwandlungs*männchen. Vielleicht lassen sich auch die Zwischenstufen analysieren. Auf diese Möglichkeiten hier einzugehen, würde zu weit führen.

Meine Interpretation dieser Tiere als Umwandlungshermaphroditen von ehemaligen Männchen *und* Weibchen ist nur richtig, wenn die Labilität beider Geschlechter nachweisbar sein wird. Wie wir im vorigen Kapitel ausführten, betrachte ich die Kröten als sehr labil in bezug auf ihre sexuelle Konstitution und wurde zu dieser Auffassung durch meine eingehenden Beobachtungen über die außerordentliche chromosomale Übereinstimmung beider Geschlechter geführt. Denn bei Männchen und Weibchen finden wir in der Vermehrungsteilung sowohl der funktionellen als auch der potentiellen Gonaden völlige Übereinstimmung sowohl in bezug auf die Zahl als auch die Individuen der Chromosomen.

Zusammenfassung der Resultate.

Die Spermatogenese von *Bufo viridis* Laur. wird im Detail geschildert. Die diploide und haploide Chromosomenzahl beträgt 22 bzw. 11. Abweichungen von diesen Zahlen sind keine beobachtet worden.

In der Ovogenese des potentiellen Ovars des Männchens konnte die diploide Chromosomenzahl mit 22 festgestellt werden.

Auch im funktionellen Ovar des Weibchens sind in den Vermehrungsteilungen 22 Chromosomen zu zählen.

Im potentiellen Ovar des Weibchens finden sich ebenfalls 22 Chromosomen in den Vermehrungsteilungen.

Die chromosomale Übereinstimmung der vier Organe beschränkt sich nicht nur auf die diploide Chromosomenzahl; die 22 Chromosomen können stets paarweise geordnet werden und sind in zwölf Schleifen und zehn Stäbchen einzuteilen. Entsprechend gehen in den beiden Reifeteilungen des Hodens sechs große und fünf kleine Chromosomen zu jedem Pol.

Die zwei anderen untersuchten mitteleuropäischen Krötenarten, *Bufo calamita* Laur. und *Bufo vulgaris* Laur., zeigen in jeder Beziehung volle Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei *Bufo viridis* Laur.

In allen drei Arten konnte für die Wirbeltiere zum ersten Male das Prochromosomenstadium nachgewiesen werden.

Die Geschlechtschromosomen zeichnen sich bei allen drei Arten in keinem der vier Organe in irgendeiner Weise sichtbar aus.

Die Kröten müssen in bezug auf die Geschlechtskonstitution zu den sehr labilen Gruppen gerechnet werden. Sie sind der von Witschi auf Grund von Experimenten an Fröschen aufgestellten II. Klasse einzuordnen.

Auch meine cytologischen Befunde stützen die Ansicht, daß das „Bidder'sche Organ" der Kröten bei beiden Geschlechtern ein *potentielles Ovar* sei.

Genetisch typische Krötenzwitter mit jederseits allen vier Gonaden (d. h. zwei funktionellen und zwei potentiellen) wurden bisher in der Literatur nicht beschrieben. Doch ist es mir kürzlich gelungen, einen solchen Fall in typischer Ausbildung zu finden. Krötenzwitter, die nicht die Organfolge Hoden—potentielles Ovar des Männchens — funktionelles Ovar—potentielles Ovar des Weibchens aufweisen, betrachte ich als Umwandlungshermaphroditen. In diese Gruppe gehören sämtliche in der Literatur bisher gemeldeten Fälle.

Die Versuche von Witschi an Fröschen, von Harms, Guyénot und Ponse an Kröten, machen die Bisexualität der Krötenmännchen wahrscheinlich. Die Transplantationsversuche an kastrierten Krötenweibchen, die Welti ausgeführt hat, lassen meines Erachtens auf die Bisexualität der Krötenweibchen schließen. In diesem Fall sind Männchen und Weibchen der Kröten bisexuell und die Geschlechtsbestimmung ordnet sich, wie die der Frösche, in die allgemeine Bisexualitätstheorie Goldschmidts ein.

Nachtrag.

Nach Abgang des Manuskripts wurde ich auf eine zusammenfassende Arbeit von Goldschmidt aufmerksam gemacht, auf die ich noch kurz eingehen muß (R. Goldschmidt: Die zygotischen sexuellen Zwischenstufen und die Theorie der Geschlechtsbestimmung. In Ergebn. d. Biol. II. Berlin: Julius Springer, 1927). Goldschmidt sucht die Bufonen seinem Theorienkreis einzuordnen. Dabei stützt er sich aber ausschließlich auf die Verhältnisse beim Männchen, bei dem die Kastration die Entwicklung des potentiellen Ovars bedingt[1]. Diese Tatsache ließe sich so auslegen, daß normalerweise die „weiblichen" Hormone durch die quantitative Überlegenheit der „männlichen" in ihrer Auswirkung gehemmt würden. Dieser Deutung stellt sich aber meines Erachtens die schwer-

[1] Ich möchte noch besonders darauf aufmerksam machen, daß Goldschmidt in der oben zitierten Arbeit von einer Entfaltung eines ovarialen Gewebes *zwischen* dem „Bidder'schen Organ" und dem Hoden spricht, während aus den Arbeiten von Harms (1921 b z. B.) und Ponse (1923, 1925 usw.) hervorgeht, daß sich das gesamte potentielle Ovar (= „Bidder'sches Organ") zu einer funktionellen Gonade umwandelt.

wiegende Tatsache entgegen, daß die gleiche Entwicklung des potentiellen Ovars nach Kastration der funktionellen Gonade beim Weibchen ebenfalls eintritt; beim Weibchen kann man aber doch wohl kaum von einer vorherigen Unterdrückung des „BIDDERschen Organs" (= potentielles Ovar) durch die *weiblichen* Hormone sprechen. Ich glaube nicht, daß man den Krötenfall in die GOLDSCHMIDTsche Geschlechtsbestimmungstheorie einordnen kann, ohne den Begriff der Territorien (vgl. hierzu S. 464 vorliegender Arbeit) mit in Betracht zu ziehen. Diesen Versuch habe ich in meiner Arbeit unternommen.

Literaturverzeichnis.

Aimé, Paul (1908): Figures de division dans les nucléoles des grandes cellules de l'organe de Bidder chez *Bufo calamita*. Cpt. rend. ass. anat. **10.** — Ders. et **Champy, Chr.** (1909 a): Les cellules interstitielles de l'Organe de Bidder du Crapaud. Ibid. **11.** — Dies. (1909 b): Note sur l'ablation de l'Organe de Bidder du crapaud. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol **61,** II. — **Beaumont, J. de** (1926): Masculinisation chez le *Triton*. Cpt. rend. soc. phys. hist. nat. Genève. — **Beccari, Nello** (1925 a): Ovogenesi larvale, organo del Bidder e differenziamento dei sessi nel *Bufo viridis*. Arch. ital. di anat. e di embriol. **22.** — Ders. (1925 b): Ovogénèse larvaire, organe de Bidder et differenciation du sexe chez le *Bufo viridis*. Cpt. rend. ass. anat. Turin 1925. — Ders. (1926): Le nombre des chromosomes dans les cellules génitales de „*Bufo viridis*". Ibid. **21,** Liège. — **Benoit, Jacques** (1924): Sur un nouveau cas d'inversion sexuelle expérimentale chez la Poule domestique. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences **178.** — **Bidder, F. H.** (1846): Vergleichend-anatomische und histologische Untersuchungen über die männlichen Geschlechts- und Harnwerkzeuge der nackten Amphibien. Dorpat. — **Bourne, A. G.** (1884): On certain Abnormalities in the common Frog (*Rana temporaria*). 1. The occurence of an Ovotestis. Quart. Journ. of microscop. science **24.** — **Bromann, Ivar** (1900): Über Bau und Entwicklung der Spermien von *Bombinator igneus*. Anat. Anz. **17.** — Ders. (1907): Über Bau und Entwicklung der Spermien von *Rana fusca*. Arch. f. mikroskop. Anat. **70.** — **Browne Harvey, Ethel** (1920): A Review of the Chromosome Numbers in the Metazoa, Part II. Journ. of Morphol. **34.** — **Bühler** (1895): Spermatogenese bei *Bufo vulgaris*. Verhandl. d. anat. Ges. — **Caroli, Angelo** (1925 a): I Lipoidi nell'organo di Bidder dei Bufonidi. Atti d. R. accad. dei fisiocrit. in Siena Ser. 9, 17. — Ders. (1925 b): Variazioni e anomalie dell'organo di Bidder quale contributo all'ermafroditismo della gonade degli Anfibi Anuri. Ibid. Ser. 9, 17. — **Champy, Chr.** (1908): Sur la dégénérescence des spermatogonies chez la grenouille verte (*Rana esculenta*). Cpt. rend. ass. anat. — Ders. (1909 a): La réduction chromatique chez les batraciens anoures. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **61,** I. — Ders. (1909 b): Sur la Spermatogénèse des Batraciens anoures. Cpt. rend. ass. anat. — Ders. (1913): Recherches sur la spermatogénèse des Batraciens et les éléments accessoires du testicule. Arch. de zool. exp. et gén. **52.** — Ders. (1922): Sur les conditions de la génèse de l'harmozone sexuelle chez les Batraciens anoures. Cpt. rend. hebdom. des séances de l'acad. des sciences de Paris **174.** — **McClung, C. E.** (1902): The accessory Chromosome — Sex Determinant? Part I. Observations and Comparisons. Biol. Bull. **3.** — **Crew, F. A. E.** (1923): Sex reversal in the fowl. Proc. of the Roy. Soc. of London (B.) **95.** — **Cunningham, B.** and **Becton, C.** (1926): The Occurence of an Ova-Testis in *Bufo terrestris*. Journ.

Elisha Mitch. Science Soc. $42_{1, 2}$. — **Eggert, Bruno** (1926): Die Geschlechtsmerkmale im Lebenszyklus der männlichen und weiblichen Kröten usw. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **79.** — **Friedmann, Franz** (1898 a): Rudimentäre Eier im Hoden von *Rana viridis*. Arch. f. mikroskop. Anat. **52.** — Ders. (1898 b): Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der männlichen Geschlechtsorgane. Ebenda. — **Fuhrmann, O.** (1913): L'Hermaphrodisme chez *Bufo vulgaris*. Rev. S. Zool. **21.** — **Goldschmidt, R.** (1920): Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin: Borntträger. — Ders. (1927): Physiologische Theorie der Vererbung. Berlin: Julius Springer. — **Guyénot** et **Ponse** (1922): L'organe de Bidder et les caractères sexuels secondaires du Crapaud (*Bufo vulgaris* Laur.). Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **86.** — Dies. (1923 a): Inversion expérimentale du type sexuel dans la gonade du Crapaud. Ibid. **89.** — Dies. (1923 b): L'organe de Bidder du Crapaud est-il indispensable à la vie? Ibid. **89.** — Dies. (1923 c): Nouveaux résultats concernant le déterminisme des caractères sexuels secondaires du Crapaud (*Bufo vulgaris*). Ibid. **89.** — Dies. (1927): Questions théoriques soulevées par le cas de l'organe de Bidder du Crapaud. Ibid. **96.** — **Harms, W.** (1914): Experimentelle Untersuchungen über die innere Sekretion. Jena: G. Fischer. — Ders. (1921 a): Untersuchungen über das Biddersche Organ der männlichen und weiblichen Kröten. I. Mitt.: usw. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **62.** — Ders. (1921 b): Verwandlung des Bidderschen Organs in ein Ovarium beim Männchen von *Bufo vulgaris* Laur. Zool. Anz. **53.** — Ders. (1923 a): Untersuchungen über das Biddersche Organ usw. II. Mitt.: Die Physiologie usw. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **69.** — Ders. (1923 b): Die physiologische Geschlechtsumstimmung. Verhandl. d. dtsch. zool. Ges. 28. Jahresvers. — Ders. (1924): Weitere Mitteilungen über die physiologische Geschlechtsumstimmung. Ebenda 29. Jahresvers. — Ders. (1926): Beobachtungen über Geschlechtsumwandlungen reifer Tiere und deren F_1-Generation. Zool. Anz. **67.** — **Henking, H.** (1891): Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. II. Über Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei *Pyrrhocoris apterus*. Zeitschr. f. wiss. Zool. **51.** — **Hoepke, H.** (1922): Über das Biddersche Organ der Kröten. Dtsch. med. Wochenschr. 1922. S. 1263. — Ders. (1923): Das Biddersche Organ von *Bufo vulgaris* Laur. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **68.** — **Jacobson, Ludwig L.** (1828): Bidrag til Blöddyrenes Anatomie og Physiologie. Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og Mathematiske Afhandlinger. 3. Teil. Kopenhagen[1]. — Ders. (1842): Om Hermaphroditismen hos Krybdyrene. Förhandlinger vid de Skandinaviske naturforskarnes tredje möte i Stockholm d. 13.—19. juli 1842. Stockholm 1843[1]. — **Johannsen, W.** (1913): Elemente der exakten Erblichkeitsforschung. Jena: Fischer 1913. — **King, Helen Dean** (1907—08): The Spermatogenesis of *Bufo lentiginosus*. Americ. Journ. of Anat. **7.** — Dies. (1908): The Structure and Development of Bidder's Organ in *Bufo lentiginosus*. Journ. of Morphol. **19.** — Dies. (1912): Dimorphism in the Spermatozoa of *Necturus maculosus*. Anat. Record **6.** — **Knappe, Emil** (1886): Das Biddersche Organ. Ein

[1] Die Arbeiten von Jacobson (1828, 1842) waren bis zu Knappe (1886) in der Literatur unbekannt geblieben. Knappe selber gab nur die Titel der Zeitschriften wieder, nicht die der Arbeiten. Diese Zitate wurden in der Folge anscheinend immer bei Knappe entlehnt, ohne besondere Bemerkung. — Von den beiden Arbeiten Jacobsons hat mir nur die erste vorgelegen. Die zweite war in der Schweiz nicht erhältlich. Auf meine Anfrage teilte mir die Kungl. Biblioteket in Stockholm deren genauen Titel mit.

Beitrag zur Kenntnis der Anatomie, Histologie usw. Gegenbaurs morphol. Jahrb. **11.** — **v. la Valette St. George** (1874): Über die Genese der Samenkörper. Dritte Mitt. Arch. f. mikroskop. Anat. **10.** — Ders. (1876): Über die Genese der Samenkörper. Vierte Mitt. Ebenda **12.** — **Levy, Fritz** (1915): Studien zur Zeugungslehre. Vierte Mitt.: Über die Chromatinverhältnisse in der Spermatozytogenese von *Rana esculenta*. Ebenda **86.** — Ders. (1920): Über verschiedenwertige Spermatozoen bei Amphibien. Sitzungsber. d. Ges. naturforsch. Freunde, Berlin. — **Marshall, A. M.** (1884): On certain abnormal Conditions of the Reproductive Organs in the Frog. Journ. of Anat. a. Physiol. **18.** — **Meves, Friedr.** (1911): Chromosomenlängen bei *Salamandra*, nebst Bemerkungen zur Individualitätstheorie der Chromosomen. Arch. f. mikroskop. Anat. **77.** — **Ognew, S. J.** (1908): Materialien zur Histologie des Bidderschen Organs der Kröten. Ebenda **71.** — **Policard, A.** (1900): Note sur les effets de l'ablation et de la greffe de l'organe de Bidder du crapaud. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **52.** — **Ponse, Kitty** (1922 a): Disparition et récupération des caractères sexuels secondaires mâles par castration et greffe chez *Bufo vulgaris*. Cpt. rend. soc. phys.-hist. nat. Genève **39.** — Dies.: (1922 b): L'organe de Bidder joue-t-il un rôle dans le déterminisme des caractères sexuels secondaire du Crapaud? Ibid. **39.** — Dies. (1923): Masculinisation d'une femelle de Crapaud. Ibid. **40.** — Dies. (1925): Ponte et développement d'oeufs provenant de l'organe de Bidder d'un Crapaud mâle féminisé. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **92.** — Dies. (1926): Changement expérimental du sexe et intersexualité chez le Crapaud (nouveaux résultats). Cpt. rend. soc. phys. hist. nat. Genève **43.** — Dies. (1926 b): Territoires cellulaires et caractères sexuels secondaires. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **95.** — Dies. (1927 a): Les potentialités de l'organe de Bidder des Crapauds ♀. Ibid. **96.** — Dies. (1927 b): Les hypothèses concernant la signification de l'organe de Bidder du Crapaud. Ibid. **96.** — Dies. (1927 c): L'évolution de l'organe de Bidder et la sexualité chez le Crapaud. Rev. suisse de zool. **34.** — **Rathke, H.** (1820): Beiträge zur Geschichte der Tierwelt. Dritte Abteilung, Zweiter Abschnitt: Über die Entwicklung der Geschlechtstheile bei den Amphibien. Schrift. d. naturforsch. Ges. Danzig. — **Retzius, Gustaf** (1906): Die Spermien der Amphibien. Biol. Untersuchungen, N. F. **13.** — **Rösel, A. J.** (1758): Historia naturalis ranarum nostratium. Nürnberg. — **Seiler, J.** (1927): Das Problem der Geschlechtsbestimmung bei *Bonellia*. Naturwissenschaften **15**, 2. — **Spengel, J. W.** (1876): Das Urogenital system der Amphibien. 1. Teil: Der anatomische Bau des Urogenitalsystems. Arb. a. d. zool. Inst. Würzburg. — Ders. (1885 a): Zwitterbildungen bei Amphibien. Biol. Zentralbl. **4.** — Ders. (1885 b): Hermaphroditismus bei Amphibien. Ebenda **4.** — **Steinach, E.** (1912): Willkürliche Umwandlung von Säugetier-Männchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtscharakteren und weiblicher Psyche. Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. **144.** — **Stieve, H.** (1921): Entwicklung, Bau und Bedeutung der Keimdrüsenzwischenzellen. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 3: Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. **23.** — **Stohler, R.** (1926): Die Chromosomen des Hodens und des Bidderschen Organs von *Bufo viridis* Laur. Biol. Zentralbl. **46.** — Ders. (1927 a): Gründliches Wässern zahlreicher Objekte. Mikrokosmos 1927/28. I. — Ders. (1927 b): Die Chromosomen der mitteleuropäischen Kröten (*Bufo viridis* Laur., *B. calamita* Laur. und *B. vulgaris* Laur.). Biol. Zentralbl. **47.** — Ders. (1927 c): Die Chromosomen der einheimischen Bufonen. Verhandl. d. Schweiz. naturforsch. Ges. **108.** — **Swingle, W. W.** (1917): The Accessory Chromosome in a Frog Possessing Marked Hermaphroditic Tendences. Biol. Bull. **33.** — **Taguchi, Tadasu** (1925): Über das Bidderssche Organ. 1. Mitt. Ber. d. 33. Vers. d. Jap. anat. Ges. in Folia anat. japon. — **Walther, Max** (1926): Die Entwicklung des Bidderschen Organes von *Bufo vul-*

garis Laur. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **78.** — **Welti, E.** (1923 a): Le sort des autogreffes chez le Crapaud. Cpt. rend. soc. phys. hist. nat. Genève **40.** — Dies. (1923 b): Les homogreffes sont-elles capables de persister chez le Crapaud? Ibid. **40.** — Dies. (1925 a): Masculinisation de femelles de crapauds (*Bufo vulgaris*). Ibid. **42.** — Dies. (1925 b): Masculinisation et féminisation de Crapauds par greffe de glandes génitales hétérologues. Cpt. rend. des séances de la soc. de biol. **93.** — **Wilson, Edm. B.** (1925): The Cell in Development and Heredity. New York 1925. — **Witschi, Emil** (1914): Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen von *Rana temporaria*. Arch. f. mikroskop. Anat. **85.** — Ders. (1923): Über geographische Variation und Artbildung. Rev. suisse Zool. **30.** — Ders. (1924 a): Die Entwicklung der Keimzellen der *Rana temporaria* L. Erster Teil: Urkeimzellen und Spermatogenese. Zeitschr. f. Zellen- u. Gewebelehre **1.** — Ders. (1924 b): Die Beweise für die Umwandlung weiblicher Jungfrösche in männliche nach uteriner Überreife der Eier. W. Roux' Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organismen **102.** — Ders. (1925 a): Studien über Geschlechtsumkehr und sekundäre Geschlechtsmerkmale der Amphibien. Arch. d. Julius Klaus-Stiftg. **1.** — Ders. (1925 b): Beziehungen zwischen primären und sekundären Geschlechtsmerkmalen, die nicht durch Hormone vermittelt sind. Schweiz. med. Wochenschr. **55.** — **von Wittich** (1853): Beiträge zur morphologischen und histologischen Entwicklung der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der nackten Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zool. **4.** — **Zschokke, Fr.** (1895): Bestimmungstabelle der schweizerischen Amphibien. Basel, 1895 als Manuskript gedruckt. — Ders. (1905): Übersicht über das Vorkommen und die Verbreitung der Fische, Amphibien, Reptilien und Säugetiere in der Schweiz. Basel: Helbing und Lichtenhahn.

Erklärung der Tafelabbildungen.

Sämtliche Abbildungen sind mit dem Abbéschen Zeichenapparat entworfen. Zeichenfläche auf dem Tisch (also nicht in Objekthöhe!). So resultierte eine Vergrößerung von 4350; diese Zahl wurde erhalten, indem ein Objektmikrometer unter die Ölimmersion gebracht und ein Hundertstelmillimeter gezeichnet wurde. Optik: Ölimmersion Leitz 1/12; Comp. Ok. Leitz 18. Auf den nachfolgenden Tafeln sind alle Figuren gleichmäßig verkleinert worden (etwa $^2/_5$).

Tafel IX.

Spermatogenese von *Bufo viridis* Laur.

Abb. 1. Archispermatogonie mit Follikelzellen (hell) und Interstitialzellen (dunkel).

Abb. 2. Ebenso; Ruhekern mit zahlreichen Lappen.

Abb. 3. Spindel in Seitenansicht; Vermehrungsteilung.

Abb. 4. Äquatorialplatte vom Pol gesehen. 22 Chromosomen.

Abb. 5. Beginnende Cystenbildung. Zwei Tochterzellen. Kerne mit zahlreichen Lappen.

Abb. 6. Leptotäne Fäden mit knotigen Anschwellungen. Prophase zur Vermehrungsteilung.

Abb. 7. Pachytäner Faden. Beginn der Chromosomenbildung.

Abb. 8. Äquatorialplatte einer letzten Vermehrungsteilung. 22 Chromosomen.

Abb. 9. Das gleiche Stadium in Seitenansicht. Auffällig ist das Verhalten des Spindelinnern zum Farbstoff (Dunkelfärbung bis nahe zu den Zentren!).

Abb. 10. Anaphase der Vermehrungsteilung.

Abb. 11. Prochromosomenstadium. 22 knollenförmige Chromosomen.

Abb. 12. Dasselbe Stadium, etwas weiter fortgeschritten.

Abb. 13. Dasselbe Stadium, noch weiter fortgeschritten.
Abb. 14. Beginn der Proreduktion. Leptotäner Faden.
Abb. 15. Diplotäne Fäden.
Abb. 16. Bukett.
Abb. 17. Auflösung des Buketts.
Abb. 18. Diakinese; Gemini.
Abb. 19. Reifeteilung I. Spindel von der Seite, Metaphase.
Abb. 20. Dasselbe. Beginnende Anaphase.
Abb. 21. Dasselbe. Telophase.
Abb. 22. Dasselbe. Metaphase vom Pol her gesehen. 11 Chromosomen (Diaden). Rechte Hälfte der Abbildung: beginnende Ruhekernbildung zwischen Reifeteilung I und II.
Abb. 23. Ruhekerne. Links vor der ersten, rechts vor der zweiten Reifeteilung.
Abb. 24. Reifeteilung II. Spindel von der Seite. Metaphase.
Abb. 25. Dasselbe. Metaphase vom Pol gesehen. 11 Chromosomen.
Abb. 26–28. Verschiedene Stufen der Ruhekernbildung in der Spermatide.
Abb. 29. Spermatide mit 11 Chromosomen, wahrscheinlich degenerativ.
Abb. 30. Auswachsende Spermatide.
Abb. 31. Karyomeritenbildung (degenerativ).
Abb. 32. Auswachsende Spermatide, fortgeschritteneres Stadium.
Abb. 33. Spermatidenruhekern, in natürlicher Lagebeziehung zu Spermatide Abb. 32.
Abb. 34. Spermium; Spermienkopf dicht kondensiert. Plasmaansammlung am Hinterende.
Abb. 35. Degenerierendes Spermium; Spermienkopf in einzelne Portionen zerfallen.
Abb. 36. Zwei dicht beieinander liegende Spermien. Der Spermienkopf hat die definitive Länge erreicht. Die Plasmaansammlung wird in die Länge gestreckt.
Abb. 37. Fertiges Spermium, stark differenziert.
Abb. 38. Hinterende eines identischen Spermienkopfes bei doppelt so starker Vergrößerung, wie die übrigen Abbildungen.
Abb. 39. Fertiges Spermium, normal gefärbt.

Tafel X.

Ovogenese im männlichen potentiellen Ovar von *Bufo viridis* Laur.

Abb. 40. Archiovogonie mit Ruhekern.
Abb. 41. Vorbereitung zur Vermehrungsteilung; dünner Faden mit Nucleolen.
Abb. 42. Die bandförmige Chromatinmasse hat sich stark verdichtet.
Abb. 43. Das breite Band zerfällt in einzelne Teile (Chromosomen).
Abb. 44. Späte Metaphase der Vermehrungsteilung. Profilansicht.
Abb. 45. Beginnende Anaphase. Profilansicht.
Abb. 46. Späte Telophase.
Abb. 47. Vermehrungsteilung: Äquatorialplatte, 22 Chromosomen.
Abb. 48. Ovocyte, Ruhekern mit Lappenbildung.
Abb. 49. Chromatinnetz, Vorbereitung zur Bukettbildung.
Abb. 50. Frühes Bukett.
Abb. 51. Spätes Bukett.
Abb. 52. Ovocyte im Wachstumsstadium. Vergr. etwa zwei Fünftel der übrigen Abbildungen; Optik: Huyghens Okular 5, Ölimm. 1/12.
Abb. 53. Dasselbe, jedoch abgeschlossenes Wachstum. Vergr. etwa ein Zehntel der übrigen Abbildungen. Optik: Huyghens Okular 3, Objektiv 5.
Abb. 54. Teilstück der Abb. 53 in gleicher Vergrößerung wie die übrigen Abbildungen. Bürstenchromosomen und Nucleolen.

Tafel XI.

Ovogenese im Ovar des Weibchens von *Bufo viridis* Laur.

Abb. 55. Archiovogonie.

Abb. 56. Vorbereitung zur Vermehrungsteilung; dünner Faden mit Nucleolen.

Abb. 57. Die bandförmige Chromatinmasse hat sich stark verdichtet.

Abb. 58. Das Band zerfällt in einzelne Teile (= Chromosomen).

Abb. 59. Spindel einer ersten Vermehrungsteilung in Profilansicht.

Abb. 60. Äquatorialplatte der Vermehrungsteilung, Polansicht; 22 Chromosomen.

Abb. 61. Anaphase einer späteren Vermehrungsteilung.

Abb. 62. Tochterzellen mit Ruhekern.

Abb. 63. Äquatorialplatte einer späten Vermehrungsteilung; 22 Chromosomen.

Abb. 64. Telophase einer späten Vermehrungsteilung.

Abb. 65. Reifungsstadium: leptotäner Faden.

Abb. 66. Dasselbe: zahlreiche Schleifen sind mit ihren Enden nach einem Pol des Kernes gerichtet.

Abb. 67. Wie vorige, jedoch nur halbe Zahl von Schleifen, Enden paarweise verklebt.

Abb. 68. Bukettstadium vom Pol gesehen.

Abb. 69. Vollendetes Bukett.

Abb. 70. Späte Telophase der Vermehrungsteilung, zum Vergleich der Zellgrößen, wie sie aus den letzten Vermehrungsteilungen hervorgehen und wie sie die frühen Reifungsprozesse durchmachen.

Abb. 71—75. Verschiedene Ruhekernformen, zur Veranschaulichung, wie die Auffassung einer Existenz der Amitose zustande kommen mochte.

Abb. 76. Ovocyte; dieses Stadium konnte insgesamt bloß dreimal als im jungen Ovar vorkommend sicher beobachtet werden.

Tafel XII.

Ovogenese im potentiellen Ovar des Weibchens von *Bufo viridis*.

Abb. 77. Archiovogonie.

Abb. 78. Vorbereitung zur Vermehrung. Nur der *Kern* mit dünnem Band dargestellt.

Abb. 79. Die Chromatinmasse bildet ein breiteres Band.

Abb. 80. Das Band zerfällt in einzelne Teile (Chromosomen).

Abb. 81. Spindel einer der ersten Vermehrungsteilungen.

Abb. 82. Anaphase.

Abb. 83. Äquatorialplatte einer ersten Vermehrungsteilung. 22 Chromosomen.

Abb. 84. Telophase. 22 Chromosomen.

Abb. 85. Proreduktion: Leptotäner Faden.

Abb 86. Pachytäner Faden.

Abb. 87. Frühes Bukett.

Abb. 88. Ovocyte mit Bürstenchromosomen und Nucleolen. Frühes Stadium.

Abb. 89. Dasselbe, spätes Stadium. Vergr. etwa ein Viertel der übrigen Abbildungen. Optik: Huyghens Okular 3, Ölimmersion 1/12.

Tafel XIII.

Cytologische Bilder aus den Keimdrüsen von *Bufo calamita* Laur.

Abb. 90. Äquatorialplatte der Vermehrungsteilung im Hoden, daneben Spindel des gleichen Stadiums; 22 Chromosomen.

Abb. 91. Äquatorialplatte im potentiellen Ovar des Männchens. 22 Chromosomen.

Abb. 92. Beginnende Anaphase, aus dem gleichen Organ wie Abb. 91. Die Äquatorialplatte steht schräg zur Blickrichtung. Nicht alle Chromosomen gezeichnet.

Abb. 93a. Äquatorialplatte im Ovar.

Abb. 93b. Dieselbe, zur Verdeutlichung von Abb. 93a.

Abb. 94 und 95. Zwei zusammengehörige anaphasische Äquatorialplatten in zwei aufeinanderfolgenden Schnitten. Distanz der beiden Platten in Polrichtung etwa 7—8 μ. Aus dem weiblichen potentiellen Ovar.

Cytologische Bilder aus den Keimdrüsen von *Bufo vulgaris* Laur.

Abb. 96. Äquatorialplatte der Vermehrungsteilung im Hoden. 22 Chromosomen.

Abb. 97a. Äquatorialplatte im männlichen potentiellen Ovar. 22 Chromosomen.

Abb. 97b. Zur Verdeutlichung von Abb. 97a, nur Strichzeichnung.

Abb. 98a. Äquatorialplatte im Ovar, 22 Chromosomen.

Abb. 98b. Zur Verdeutlichung von Abb. 98a.

Abb. 99a. Äquatorialplatte der Vermehrungsteilung im potentiellen Ovar des Weibchens; 22 Chromosomen.

Abb. 99b. Zur Verdeutlichung von Abb. 99a.

Tafel XIV.

Mikrophotogramme.

Phot. 1. Metaphase der Reifeteilung I von *Bufo calamita* Laur. (Hoden). Identische Platte mit Textabb. 12b. Vergr. etwa 400.

Phot. 2. Vermehrungsteilung aus *Bufo viridis* Laur. (potentielles Ovar des Weibchens). Identisch mit Abb. 83, Taf. XII.

Phot. 3. Letztes Stadium der Degeneration im potentiellen Ovar der Kröten (aus adultem Männchen von *Bufo viridis* Laur.).

Phot. 4—8. Ovogonien und Ovocyten im testikulären Gewebe adulter Männchen von *Bufo vulgaris* Laur.

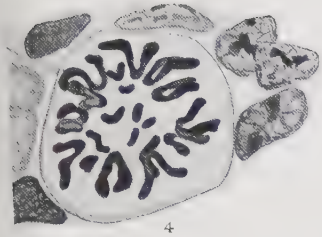
Vita.

Am 5. Dezember 1901 wurde ich, Rudolf Stohler, von Basel, geboren als Sohn des Rudolf Stohler, Kaufmann, von und in Basel, und der Emma geb. Kiefer. Ich besuchte die Primarschule, untere und obere Realschule meiner Vaterstadt. Am 28. September 1921 erwarb ich mir das Zeugnis der Reife an der oberen Realschule. Im darauffolgenden Sommersemester immatrikulierte ich mich an der Universität Genf und im Wintersemester 1922 an der Universität Basel, wo ich seither meinen Studien obliege. Im Sommersemester 1924 und im Wintersemester 1924/25 wurde ich aus Gesundheitsrücksichten vom Studium dispensiert. Die vorliegende Arbeit begann ich unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. F. Zschokke im Oktober 1925.

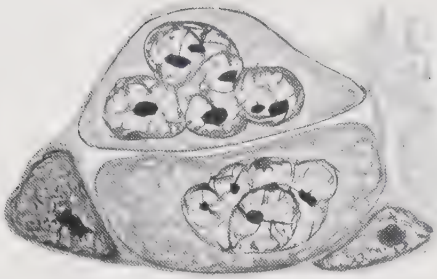
Ich besuchte die Vorlesungen und Praktika der Herren Professoren resp. Privatdozenten: Birkhäuser, Chodat, Fichter, Guyénot, Häberlin, Hagenbach, Handschin, Menzel, Portmann, Rupe, Saunders, Schüepp, Senn, Vischer, Weiß, Witschi und Zschokke.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

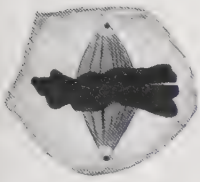
R. Stohler, Cytologische Untersuchungen an den Keimdrüsen usw.



4

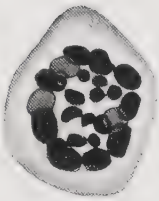


5

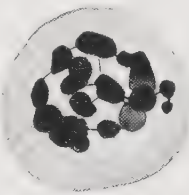


9

10

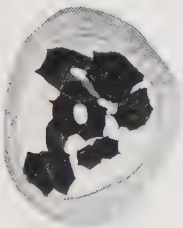


11

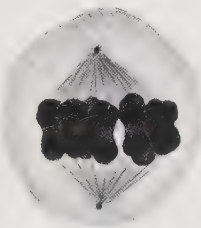


12

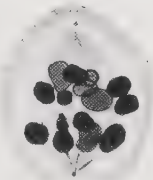
17



18



19



20

24

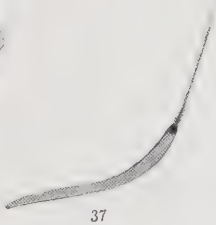
25

26

34

35

36



37

38

39

Verlag von Julius Springer in Berlin.

40

41

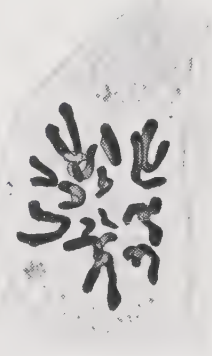
42

43

44

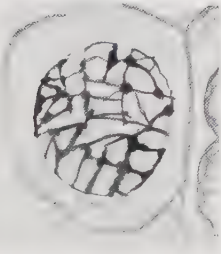
45

46

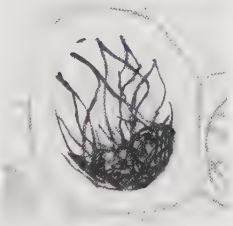


47

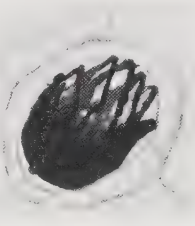
48



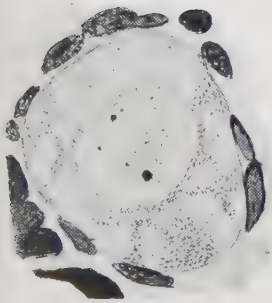
49



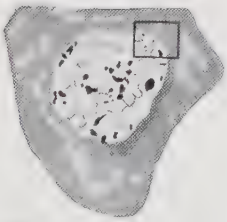
50



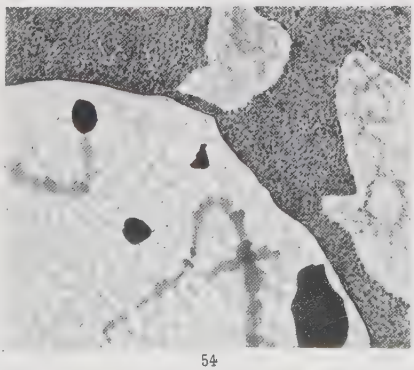
51



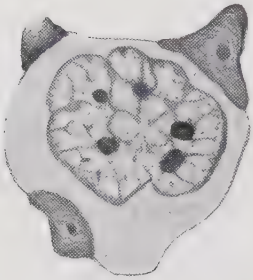
52



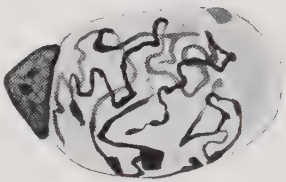
53



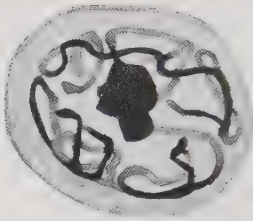
54



55



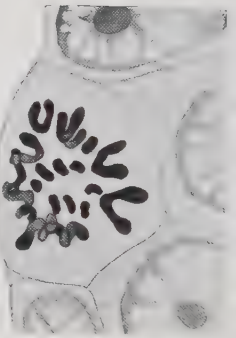
56



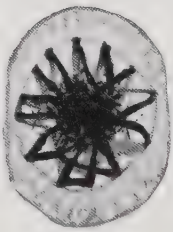
57

61

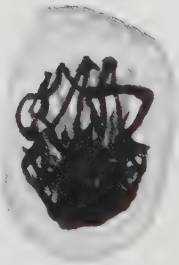
62



63



68



69

70

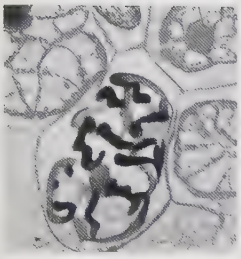
67

71

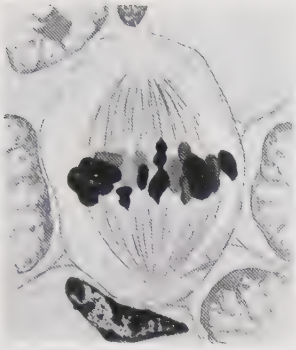
72

73

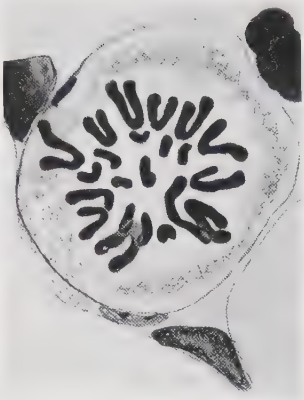
R. Stohler, Cytologische Untersuchungen an den Keimdrüsen usw.



58

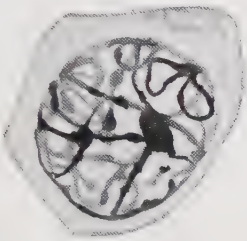


59

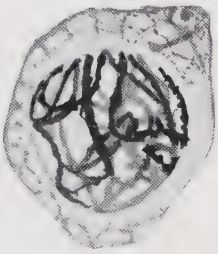


60

64



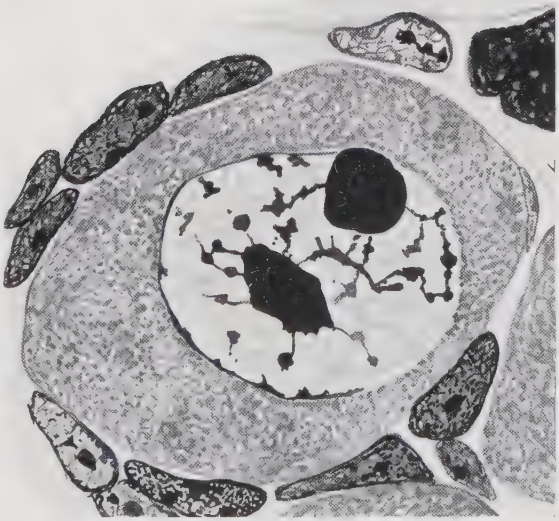
65



66

74

75



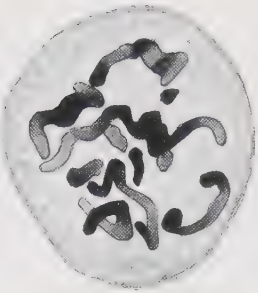
76

Verlag von Julius Springer in Berlin.

77

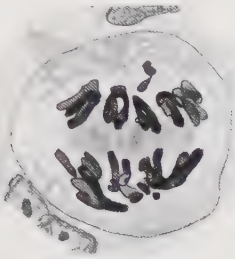
78

79



80

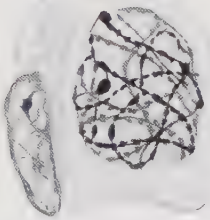
81



82

83

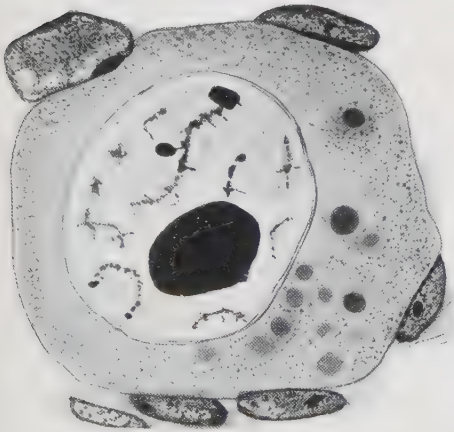
84



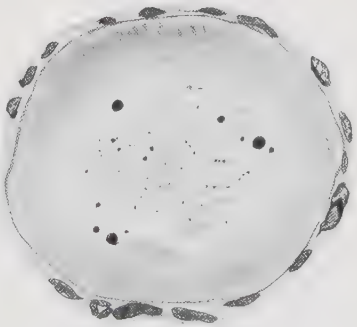
85

86

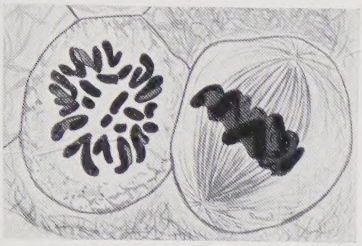
87



88

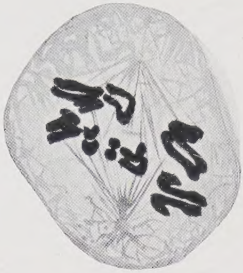


89



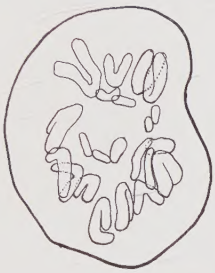
90

91



92

93a

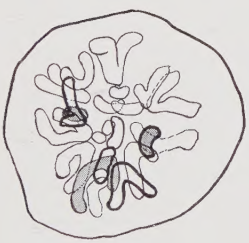


93b

94

95

96

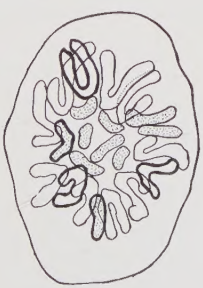


97b

97a

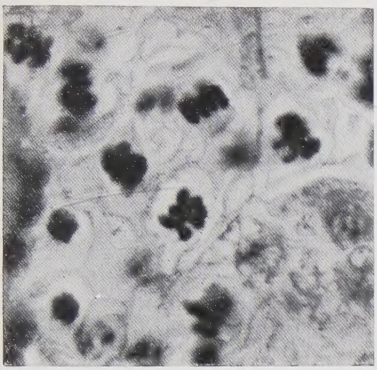
98a

98b

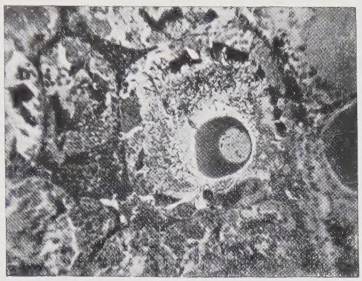


99b

99a



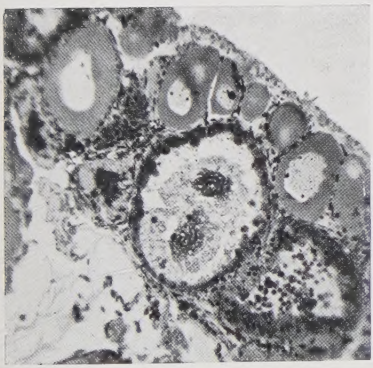
1



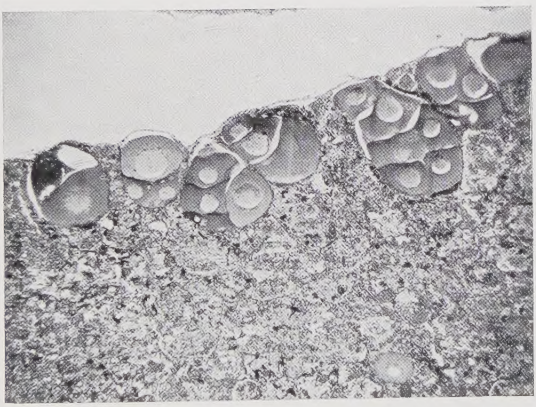
5

6

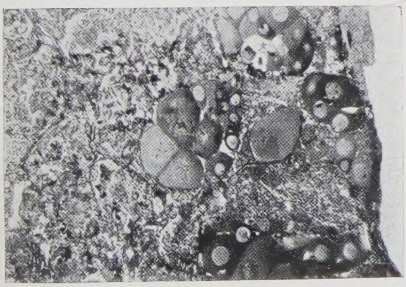
2



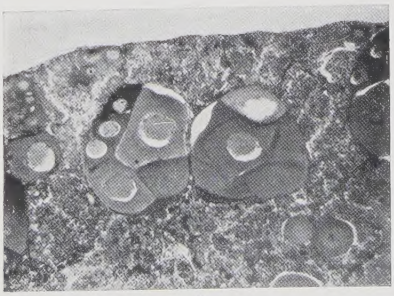
3



7



4



8